Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel, Prof. der Botanik in München und Dr. R. Hertwig, Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Achtunddreissigster Band

1918

Mit 72 Abbildungen

Leipzig 1918

Verlag von Georg Thieme.

K249(1)

Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

achtunddreissigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Becher, E. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. *R* 315

Boecker, E. Die geschlechtliche Fortpflanzung der deutschen Süßwasserpolypen. *O* 479

Bretscher, K. Die Abhängigkeit des Vogelzugs von der Witterung. *O* . 296

Brun, R. Nochmals die wissenschaftlichen Grundlagen der Ameisenpsychologie. *O* 499

Buchner, P. Über totale Regeneration bei chilostomen Bryozoen. *O* . . . 457

Buddenbrock, W. v. Einige Bemerkungen zu Demoll's Buch: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. *O* 385

Demoll, R. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. *R* 139

Eckstein, Fr. Die Überwinterung unserer Stechmücken. *O* 530

Forel, A. Zur Abwehr. *O* 355

Frisch, K. v. Beitrag zur Kenntnis sozialer Instinkte bei solitären Bienen. *O* 183

Greiner, J. Cytologische Untersuchungen bei der Gametenbildung und Befruchtung des Coccids Adelea ovata. *O* 522

Gutzeit, E. Die Bakterien im Haushalte der Natur und des Menschen. *R* 395

Henning, H. Zur Ameisenpsychologie. *O* 208

Hirsch, G. Chr. Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. *O* 41

Jordan, Hermann, Die Zoophysiologie in ihrem Verhältnis zur medizinischen Physiologie. *O* 133

Kutter, Heinr. Beiträge zur Ameisenbiologie. *O* 110

Lehmann, E. Variabilität und Blütenmorphologie. *O* 1

Lipschütz, A. Bemerkungen zur Frage über die Ernährung der Wassertiere. *O* 196

Lubosch, W. Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. *O* 357. 397

Meyer, Fr. J. Der Generationswechsel bei Pflanzen und Tieren als Wechsel verschiedener Morphoden. *O* 505

Müller, R. T. Zur Biologie von *Tanymastix lacunae* Guerin. *O* . . . 257

Neuerschienene Bücher 39

16387

Seite

Riebesell, P. Einige zahlenkritische Bemerkungen zu den Mendelschen Regeln. *O* 329
Schaedel, A. Biologische Betrachtungen zur Frage der Malariarezidive und der Malariaverbreitung. *O* 143
Schanz, F. Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. *O* 283
— Berichtigung zu der Abhandlung: Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. *O* 456
Schiefferdecker, P. Über die Durchtränkung des Epithels mit Sauerstoff. *O* 276
Schmidt, Cornel. Erlebte Naturgeschichte (Schüler als Tierbeobachter). *R* . 396
Schmidt, Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908—1910. *R* 391
Schmidt, W. J. Deckglasdicke, Tubuslänge und Objektive mit Korrektionsfassung. *O* 269
Schürhoff, P. N. Die Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon*. *O* 188
Sierp, H. Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. *O* 221
Sokolowsky, Alexander, Dr. Zur Biologie des Riesenhirsches. *O* . . 101
Stumper, R. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. *O* 160
— Psycho-biologische Beobachtungen und Analysen an Ameisen. *O* . . 345
Szymanski, J. S. Das Verhalten der Landinsekten dem Wasser gegenüber. *O* 340
Tischler, G. Das Heterostylie-Problem. *O* 461
Vogel, R., Dr. phil. Wie kommt die Spreizung und Schließung der Lamellen des Maikäferfühlers zustande? *O* 130
Wasmann, E., S. J. Bemerkungen zur neuen Auflage von K. Escherich „Die Ameise". *O* 116
— Totale Rotblindheit der kleinen Stubenfliege (*Homalomyia canicularis* L.). *O* 130
— Zur Lebensweise und Fortpflanzung von *Pseudacteon formicarum* Verr. (*Diptera, Phoridae*). *O* 317
— Nachtrag zu: Zur Lebensweise von *Pseudacteon formicarum*. *O* . . 456
Zacher, Fr. Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. *R* . . 180
Zuntz, N. Ernährung und Nahrungsmittel. *R* 39

1937

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Januar 1918** **Nr. 1**

ausgegeben am 30. Januar

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: E. Lehmann, Variabilität und Blütenmorphologie. S. 1.
Referate: N. Zuntz, Ernährung und Nahrungsmittel. S. 39. — Neuerschienene Bücher. S. 39.

Variabilität und Blütenmorphologie.

Von Ernst Lehmann (Tübingen).

> Ich wünschte, man durchdränge sich recht von der Wahrheit, daß man keineswegs zur vollständigen Anschauung gelangen kann, wenn man nicht Normales und Abnormes immer zugleich gegeneinander schwankend und wirkend betrachtet.
>
> Weil aber beides nahe zusammen verwandt und sowohl das Geregelte als Regellose von einem Geiste belebt ist, so entsteht ein Schwanken zwischen Normalem und Abnormem, weil immer Bildung und Umbildung wechselt, so daß das Abnorme normal und das Normale abnorm zu werden scheint.
>
> (Goethe, Nacharbeiten und Sammlungen zur Metamorphose der Pflanzen, 1820.)

Die Botaniker früherer Zeiten studierten den Bau der Blüte nur in ihrem Typus, der ihnen, im Vergleich zu den vegetativen Teilen der Pflanzen als besonders konstant entgegen trat. Größere, vereinzelte und besonders auffallende Abweichungen galten als Monstra oder Terata, kleinere beachtete man nicht. Als Ausdruck dieser Vorstellungen sei an die bekannten Sätze in Linné's Philosophia botanica erinnert: Varietates levissmas non curat botanicus und Sexus varietates naturales constituit: reliquae omnes monstrosae sunt. Besonders charakteristisch tritt, wie jedermann weiß,

diese Auffassung der Bildungsabweichungen von Blüten in dem Erstaunen hervor, welches Linné bei der Entdeckung der Pelorie von *Linaria vulgaris* ergriff, und welches sich schon in der Bezeichnungsweise Pelorie, von τὸ πέλωρ, das Ungeheuer, ausspricht. Linné sah keine gemeinsame Wurzel für das Normale und das vom Gesetz Abweichende, oder in diesem Falle Abnorme. Beides waren für ihn grundsätzlich verschiedene Dinge. Er suchte zwar der Frage nach dem Wesen der Pelorie näher zu kommen und seine Anschauungen machten in dieser Richtung mannigfaltige Wandlungen durch. (Vgl. dazu den Briefwechsel zwischen Linné und Jussieu 2, S. 214 und 375 und Sirks, 1915.) Im allgemeinen aber fiel für ihn die Pelorie wie andere Monstrositäten aus dem Rahmen der Gesetze der Blütenbildung heraus.

Dieser Auffassung der Anomalien begegnen wir noch lange Zeit. Ich führe nur zwei Äußerungen aus den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts an. Einmal den bekannten Ausspruch des um die Kenntnis der pflanzlichen Anomalien besonders verdienten Moquin-Tandon, welcher 1842 (S. 20) sagt: „Les anomalies sont des faits toujours accidentels. Une monstruosité habituelle ou constante est donc un être de raison“ (etwas rein Erdachtes nach Schauer's Übersetzung 1842, S. 20). Im gleichen Jahre äußert sich Laurent (S. 387) sehr lehrreich über Anomalien aus dem Tierreich in seinem Aufsatze: Recherches sur les trois sortes de corps réproducteurs, l'anatomie, les monstruosités et la maladie pustuleuse de l'Hydre vulgaire folgendermaßen: „Mais ce qui preuve que ces modifications aussi nombreuses que singulaires obtenues sur l'Hydre ne sont que de véritables monstruosités, en dehors des lois qui régissent cette espèce animale, c'est qu'une quelconque de ces Hydres monstrueuses laissée à elle-même et nourrie convenablement, ne donne jamais naissance, soit par gemmes, soit par œufs, qu'à des individus nouveaux.“

Die durchaus andere Vorstellung, welche sich unser großer Dichter vom Abnormen machte, ist in den Zeilen unseres Mottos klar zum Ausdruck gebracht. Nach ihm walten über Normalem und Abnormem dieselben Gesetze. Wie sehr die Frage der Mißbildungen in seine Metamorphosenlehre hineinspielte, ist zu bekannt, um hier noch weiter erläutert werden zu müssen.

Ganz entsprechende, eingehend dargelegte Anschauungen über diese Fragen finden wir unter Goethe's Zeitgenossen sodann bei De Candolle. In dessen Théorie élémentaire, wie in seiner Organographie weist er auf die Bedeutung der sogenannten Monstrositäten hin. So sagt (Th. élém., S. 93): „Sous le nom de monstruosités nous confondons en général, tout ce qui sort de l'état habituel des êtres. Sur ce nombre il en est, qui sont des retours de la nature.“ Es folgt als Beispiel die Pelorie. Und weiter heißt es in der

Organographie (Meißner'sche Übersetzung): „Bis auf unsere Zeiten beschrieb man alle Unregelmäßigkeiten der Gewächse und der Tiere und schien nicht zu glauben, daß unter diesen Unregelmäßigkeiten eine Gesetze beobachtende Ordnung verborgen liege. Jede ungewöhnliche Form eines Organes erhielt einen neuen Namen und so wurde es unmöglich, die Analogie dieser Organe untereinander zu erkennen. Jede ungewöhnliche Form eines Wesens wurde entweder, wenn sie selten war, als eine Mißbildung (Monstruosité) beschrieben und man begnügte sich mit diesem bedeutungslosen Worte, um sie nicht genauer untersuchen zu müssen, oder man sah sie, wenn die Erscheinung häufig war, als eine besondere Art an und verlor dadurch alle genauen Mittel zur Unterscheidung der Wesen. Je mehr aber die Zahl der bekannten Wesen sich vergrößerte, je sorgfältiger man sie studierte, desto mehr wurde man von der Wahrheit dieses Grundsatzes überzeugt, den ich zuerst oder unter den ersten in seiner allgemeinen Beziehung aufstellte, daß es nämlich beinah gewiß sei, daß die organisierten Wesen, wenn man sie in ihrer Grundform betrachtet, symmetrisch oder regelmäßig seien, daß die scheinbaren Unregelmäßigkeiten der Gewächse durch Erscheinungen bewirkt werden, die innerhalb gewisser Grenzen beständig und zugleich imstande sind, sowohl einzeln für sich oder vereint stattzufinden, wie z. B. das Fehlschlagen oder das Ausarten gewisser Organe, ihre Verwachsung untereinander oder miteinander und ihre Vervielfältigung nach regelmäßigen Gesetzen."

Hier finden wir also wie bei Goethe die Anschauung vertreten, daß gemeinsame Gesetze das Normale und Abnorme beherrschen. In ähnlicher Weise treten diese Gedankengänge auch in Jaeger's Mißbildung der Gewächse hervor, der nach dem Motto: Non modo rectum linea curvi sed et curvum linea recti die Mißbildungen unter allgemeine Gesichtspunkte zusammenzustellen sich bemüht und insbesondere die Gradation derselben, ihre Übergänge ineinander und ihre Vergleichung mit den normalen Bildungen beachtet.

Ganz Goethe'schen Geist atmet dann weiter die elegante Arbeit Kirschleger's: Essai de la tératologie aus dem Jahre 1845.

Im Laufe des 19. Jahrhunderts war es weiter, vor allem im Anschlusse an De Candolle, die formale vergleichende Morphologie, welche gemeinsame Beziehungen zwischen Mißbildungen und normalem Bau der Blüten hervorhob und sich ihrer mit Erfolg zum Verständnis der Blütenformen bediente. Die hohe Wertschätzung, deren die Mißbildungen sich in dieser Richtung erfreuten, spricht sich beispielsweise deutlich in dem Satze Hugo von Mohl's aus, daß ohne Beobachtung mißgebildeter Blüten der menschliche Scharfsinn kaum imstande gewesen wäre, den richtigen Weg zur Erklärung der Blütenbildung zu finden.

Es ist bekannt, wie die Wertung der Mißbildungen dann bald in Extreme führte, welche zu scharfer Stellungnahme gegen dieselbe führte, so daß beispielsweise Sachs bei Gelegenheit morphologischer Erörterungen über die Mißbildungen sagt: „Daß die Mißbildungen ein Chaos ohne Gesetz und Regel darstellen, wird jeder zugeben, der einige Sachkenntnis und zugleich Sinn für Ursache und Wirkung auf dem Gebiete der organischen Form besitzt. Will man sich auf diesem Gebiete überhaupt zurechtfinden, so ist das erste, die Mißbildungen eben als Mißbildungen zu betrachten und nicht ohne jeden vernünftigen Grund zu glauben, daß man aus der Unordnung die Ordnung, aus der absoluten Gesetzlosigkeit das Grundgesetz vegetabilischer Gestaltung ableiten könne."

Fragen wir nun, worauf diese schroffen Gegensätze beruhen, so gehen wir wohl kaum fehl, wenn wir wenigstens zum Teil unsere weitgehende Unkenntnis der tatsächlichen Gesetze, welche das Auftreten von Mißbildungen beherrschen, und zum anderen die Verschiedenartigkeit der Bildungen, welche als Mißbildungen oder Monstrositäten zusammengefaßt werden, dafür verantwortlich machen. Wir wollen, um hier einige Klarheit zu gewinnen, zuerst ganz kurz den Begriff der Mißbildungen im historischen Lichte betrachten und sodann die Wege erörtern, welche zur Aufdeckung von Gesetzmäßigkeiten auf diesem Gebiete geführt haben. Wir haben bei diesen Darlegungen stets die Anomalien der Blüten im Auge, mit denen wir uns im folgenden ausschließlich beschäftigen werden.

Der Begriff der Mißbildungen.

Wenn Linné alle Varietäten mit Ausnahme der Sexualvarietäten als Monstrositäten auffaßt, an anderer Stelle der Philosophia botanica aber sagt: Varietates tot sunt, quot differentes plantae ex ejusdem speciei semine sunt productae, so wird schon hierdurch die Labilität des Begriffes der Monstrosität offenbar. Über diese Labilität ist man bis heute nicht hinausgekommen. Eine Abgrenzung dessen, was als Mißbildung oder Monstrosität zu bezeichnen ist, ist weder nach der Seite der Varietät, noch nach der der Krankheit bisher möglich gewesen. Das erhellt aus allen Definitionen, von denen wir nur einige hier anführen wollen. Hofmeister sagt (1868, S. 557): „Im Gegensatz zu der Benennung Spezies oder Art, unter welcher die Gesamtheit der einander sehr ähnlichen Individuen gemeinsamer (beziehentlich mutmaßlich gemeinsamer) Abstammung verstanden wird, werden derartige Bildungen Varietäten, Abartungen genannt, wenn die Unterschiede derselben von dem bis dahin gewohnten nicht sehr beträchtlich sind; Monstrositäten oder Mißbildungen aber, wenn die Differenz eine sehr augenfällige ist. Die Unterschiede sind nur quantitativ; und es wird denn auch von verschiedenen Seiten eine und dieselbe von der

gewohnten abweichende Form von der einen als Varietät, von der anderen als Monstrosität bezeichnet — so z. B. die einblättrige Erdbeere, die Form der *Celosia cristata* mit fasziierter Inflorescenz etc.“

Ganz ähnlich, nur mehr mit Betonung des wertbestimmenden Momentes, definiert Darwin: „Unter Mißbildung versteht man irgendeine beträchtliche Abweichung der Struktur, welche der Art meistens nachteilig oder doch nicht nützlich ist.“ Und ähnlich sind sehr viele Definitionen, die man bis in die neueste Zeit findet. Überall vermißt man wirklich scharfe Kriterien und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß als Mißbildungen oder Monstrositäten das allerverschiedenartigste beschrieben wird. So finden wir schon bei Jaeger (1814) eine Erörterung über diese Verschiedenwertigkeit. Er sagt: „Ich bediente mich meistens des geläufigeren Wortes Mißbildung, wenngleich nicht jedes durch Mißentwicklung entstandene Organ als ein mißgebildetes erscheint, sondern häufig bei übrigens völlig normaler Bildung nur in Absicht auf Lage und Stellung abweicht, wodurch also immerhin das Bild des genannten Organismus mehr oder weniger verändert wird.“

Im Grunde ganz dasselbe führt Sachs aus (1893, S. 234). „Ich beschränke mich (dabei) auf die eigentlichen Monstrositäten, denn manche Abweichungen von den normalen Bildungen kann man besser als das Gegenteil von Mißbildungen betrachten, als Erscheinungen, in welchen der morphologische Typus vollständiger zum Vorschein kommt, als in der normalen Form. So sind z. B. die von Peyritsch vortrefflich untersuchten Pelorien typisch richtiger gebaut, Zahl und Stellung ihrer Blütenorgane entsprechen dem Klassentypus vollkommener als die in den betreffenden Familien herrschenden durch Zygomorphismus vom Klassentypus abweichenden Zahlen und Stellungsverhältnisse der Blüten.“

Wenn also Sachs in demselben Aufsatz den oben angeführten Ausspruch über das Chaos der Mißbildungen tut, so meint er damit vor allem die von ihm als eigentliche Mißbildungen betrachteten, trifft aber natürlich alle, da er nicht scharf zwischen beiden Kategorien scheidet. Stenzel, welcher wohl in Übereinstimmung mit Velenovsky so besonders scharf gegen Sachs zu Felde zieht, geht aber eigentlich in dem folgenden Satz mit jenem durchaus parallel (1902, S. 4): „Was für einen Sinn hat es aber, wenn man eine vollständig ausgebildete Pelorie, eine in allen Teilen zweizählige Blüte von *Colchicum autumnale*, *Galanthus nivalis*, *Iris Pseudacorus* oder eine ebenso durchgehends fünfzählige *Paris quadrifolia* für eine Monstrosität, eine Mißbildung erklären soll, die in ihrer Art so regelmäßig gebaut ist, wie irgendeine dreizählige der ersten Arten oder eine vierzählige Einbeere?“ Nur die logische Folge ist dann, wenn Stenzel weiter, wie übrigens vor ihm schon Wigand und

andere taten, die Ausdrücke Monstrositäten und Mißbildungen ganz fallen läßt und dafür die Bezeichnung: Bildungsabweichungen, Abnormitäten, Anomalien gebraucht.

Zu dieser Auffassung ist dann offenbar auch Goebel gekommen, wenn er in der 2. Auflage der Organographie die Überschrift Mißbildungen ersetzt durch: Abnorme Umbildungen.

Wir schließen uns diesen Anschauungen vollkommen an. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die populären Ausdrücke Monstrositäten und Mißbildungen in naturwissenschaftlich-kausalem Sinne nicht mehr zu brauchen sind und durch andere, auf Grund näherer Analyse gewonnene ersetzt werden müssen. Das letztere wird natürlich erst auf Grund eingehender Studien geschehen können.

Aber auch mit der Bezeichnung Anomalie oder Abnormität geht es uns häufig nicht viel besser. Als Anomalie bezeichnet Moquin-Tandon: „toute modification extraordinaire dans la formation ou le développement des organes indépendamment de toute influence sur la santé." Vöchting (1898) nennt die von ihm beschriebenen Bildungsabweichungen bei *Linaria spuria* Blütenanomalien, Jost (1899) hebt hervor, daß sie diesen Namen wegen ihrer Erblichkeit nicht mit Recht verdienen, sondern da sie zum Wesen der Art gehören, vielmehr als Abänderungen zu bezeichnen wären. Nach Wettstein (vgl. Abel) wieder ist abnorm eine Abweichung vom normalen Typus, die aber noch innerhalb der unserer Erforschung zugänglichen Variationsbreite liegt, z. B. tetramere Blüten bei einer pentameren Enzianart. Man sieht also, Wettstein vertritt ungefähr die entgegengesetzte Auffassung wie Jost. Im allgemeinen aber verhält es sich wohl so wie Masters sagt (1869, S. XXX): „It cannot however be overlooked, that the form and arrangement called normal are often merely those, which are the most common, while the abnormal or unusual arrangement is often in consonance with that considered, to be the typical than the ordinary one."

Schon dieser kurze Blick auf die Verwendung der Bezeichnungen Abnormitäten und Anomalien zeigt aber, daß auch diese Ausdrücke eine weitere kritische Auflösung und Zersetzung benötigen.

Man hat nun schon seit langem die verschiedensten Wege beschritten, das Wesen alles dessen, was wir heute als Mißbildungen und Abnormitäten oder Anomalien auffassen, aufzuhellen. Wir wollen zunächst ganz kurz die wichtigsten dieser Wege, welche uns Aufschluß über Blütenanomalien erbracht haben, verfolgen.

Die Wege zum Studium der Blütenanomalien.

Die älteste Methode, die Gesetze, welche die Blütenanomalien beherrschen, zu erschließen, war die vergleichend-morphologische

Betrachtung. Wir werden auch im folgenden dauernd auf ihr zu gründen haben.

Der zweite Weg, welcher uns in das Dunkel der Blütenanomalien hineingeführt hat, ist der der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Er belehrt uns über die Entstehung der verschiedenen Variationen am Vegetationspunkt und klärt uns über mancherlei Zusammenhänge auf. Wie früher der morphologische, so ist auch zeitweise der entwicklungsgeschichtliche Weg einseitig überschätzt worden (vgl. dazu z. B. Naegeli, 1882, S. 456).

In neuerer Zeit benützte man die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung auch zum näheren Studium von Zahlenvariationen in der Blüte (vgl. Murbeck, 1914 und Kraft, 1917).

Zwischen entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Forschung und mit beiden Hand in Hand gehend treten histologische Untersuchungen.

Schon Masters aber sagte (S. XXVIII): „The most satisfactory classification of malformations would be one founded upon the nature of the causes inducing the several changes", und Goebel betont (1882, S. 124): „Die Aufgabe der Teratologie ist, die Bedingungen des Zustandekommens der Mißbildungen zu erklären. Auf diesem Wege hat bekanntlich zuerst Peyritsch seine schönen Erfolge durch Rückführung mancherlei Anomalien, vor allem wieder gewisser Peloria auf äußere Bedingungen erzielt." Solche Untersuchungen sind dann bis in die neueste Zeit von den verschiedensten Forschern fortgesetzt worden. Ich nenne besonders: Vöchting, Goebel, Klebs, Strasburger, de Vries, Molliard, Blaringhem.

Erklärungsversuche auf theoretischer Basis für das Zustandekommen von Mißbildungen suchte Sachs mit Hilfe seiner Theorie von Stoff und Form zu erbringen.

Nun hatte aber schon Goebel die Frage: Was ist eine Mißbildung, 1884 (S. 115) in folgender Weise beantwortet: „Es läßt sich das ebensowenig in einer scharfen Definition aussprechen wie die Charakteristik jeder organischen Bildung überhaupt. Denn wir können nicht angeben, wo das Normale aufhört, das Anormale anfängt, beide sind oft durch die sanftesten Übergänge miteinander verbunden und zudem wissen wir, daß das, was wir normal nennen, keineswegs eine konstante, sondern eine variable und deshalb nicht scharf faßbare Größe ist."

Goebel betont also statt der beträchtlichen Abweichung von der normalen Struktur, welche früher immer die Definition der Mißbildungen beherrschte, die Variabilität des Normalen, das „Schwanken zwischen Normalem und Abnormem". Betrachten wir aber das Normale als etwas Variables und gelingt es uns, diese Variabilität zu erfassen, so werden wir wieder einen neuen Weg

zum Studium der Mißbildungen betreten. Die Einordnung mancher, bei Unfaßbarkeit dieser Variabilität abseits stehender Anomalien in das Gesamtbild der Blütengestaltung würde so möglich. Es ist nun das besondere Verdienst Vöchting's, diesen Weg zuerst beschritten zu haben, indem er die Variationsrechnung in das Studium der Blütenanomalien einführte. Auf S. 3 seiner Arbeit über die Blütenanomalien formuliert Vöchting den früheren Stand der Anschauungen über Anomalien: „In keiner der vorhandenen Arbeiten ist versucht worden, das zahlenmäßige Verhältnis der Anomalien unter sich und zwischen ihnen und der normalen Form festzustellen. Und es ist wohl begreiflich, daß dies nicht geschehen. Im allgemeinen treten Anomalien in der Natur sporadisch auf, tragen so sehr den Charakter des Zufälligen, daß man beim ersten Blick wenig geneigt sein mag, in ihrem Erscheinen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zu suchen."

Am Ende seiner Untersuchungen aber kann der Verfasser auf breiter experimenteller Grundlage den Satz aufbauen: „Die Anomalien selbst ordnen sich um die normale Blüte nach der Gauß'schen Wahrscheinlichkeitsformel. Die als typische oder normale Blüte bezeichnete Gestalt stellt nur den Mittelwert dar, dem sich die übrigen Formen gesetzmäßig anschließen. Die sämtlichen Gestalten bilden den Variationsbereich der Blüten einer Art, ein Bereich, der bald eng, bald sehr weit sein kann."

Mit dieser Feststellung hat Vöchting also für seinen Fall die Aufgabe gelöst, die variable Größe scharf zu fassen. Er steht damit zugleich recht eigentlich auf dem Boden unseres Goethe'schen Mottos. Die hier untersuchten Anomalien werden unwiderruflich in den Variationsbereich des normalen Organes hineingestellt. Man hat also nicht mehr mit Anomalien als etwas besonderem, sondern als mit Teilen eines organischen Ganzen zu rechnen oder es ist gezeigt, wie das Geregelte und Regellose von einem Geiste belebt wird und die Normalform nur den häufigsten Spezialfall der Gestaltung darstellt.

Man hat diese Schlußfolgerungen heute scheinbar teilweise vergessen. Wenn Sirks (1915, S. 13) sagt: „La partie" — der Arbeit Vöchting's — „intitulée „statistische Untersuchung" contient de nombreuses observations sur l'apparition des pélories et d'autres anomalies dans cette espèce; toutefois, c'est sans importance pour une explication de l'origine des pélories, puisque des recherches statistiques d'une population d'un phaenotype dans le sens qu'attache Johannsen à ces termes, sont en général infructueuses, et qu'elles ne sont utiles que quand l'expérimentation est entièrement exclue", so ist er wohl in diesen Fehler verfallen.

Mit Vöchting's Untersuchungen sind wir somit dazu gekommen, statt der gleitenden Vorstellungen über Anomalien und

Monstrositäten Linné'scher Zeit zahlenmäßig kritische Grundlagen für die Untersuchung derselben zu gewinnen. Da uns aber nunmehr solche Blütenanomalien, welche sich in das Variationsbild der Art einordnen lassen, nicht mehr als Mißbildungen oder Anomalien erscheinen, so werden wir sie in Zukunft auch nicht mehr so benennen, sondern mit Klebs als Blütenvariationen bezeichnen. Wir fassen sie mit allen sonstigen Blütenvariationen gemeinsam auf und wollen im folgenden versuchen, uns ein Bild von der Entwicklung und den bisherigen Ergebnissen statistischer Untersuchungen solcher Variationen zu machen.

Statistische Untersuchungen der Blütenvariationen.

Die ursprünglichen Angaben der Zahlenwerte in der Blüte bezogen sich ausschließlich auf die Typen. Das spricht sich am deutlichsten im Linné'schen System aus, welches ja auf diesen typischen Zahlen begründet ist. Über die Verwendung dieser Zahlenwerte äußert sich De Candolle 1819, S. 500: „Le nombre absolu s'exprime en Botanique comme dans la langue ordinaire, par la série des nombres 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10; au delà de 10 il est rare qu'on se donne la peine de compter exactement le nombre des parties et dans plusieurs cas, on emploie le nombre 12 pour exprimer d'une manière vague tous les nombres de 11 à 19, celui de 20 pour exprimer une vingtaine environ, et celui de beaucoup ou plusieurs . . . pour désigner un nombre sensiblement audessus de 20." Man sieht, die Zahlenangaben sind noch zu De Candolle's Zeiten sehr primitiv.

Daß die Zahlentypen hier und da nicht ganz konstant waren, das wußte man natürlich auch zu damaliger Zeit recht gut. Braun sagt: „Das Variieren der Blattstellung in den Blüten ist längst bekannt als eine der Hauptschwierigkeiten des Linné'schen Systems (*Evonymus*, *Rubus*, *Trientalis*, *Lythrum*)" und ganz ähnlich spricht sich De Candolle aus (S. 45). Man half sich, so gut es ging.

Auch die verschiedene Variabilitätsgröße der Blütenglieder war schon aufgefallen. De Candolle äußert sich darüber folgendermaßen: „Le nombre absolu des organes de chaque plante est en général d'autant plus fixe, et par conséquent d'autant plus important, que ce nombre est moins considérable. Ainsi il y a moins de variations quant au nombre des étamines par exemple, dans les fleurs triandres que dans les pentandres etc. Il y a peu de variations dans les verticilles à 2 ou 3 feuilles, davantage dans ceux à 5 ou 6; beaucoup plus encore au delà de 10 etc." Das ist im Grunde dasselbe, was Isidore Geoffroy (1832, S. 4ff.) ganz allgemein für die Variabilität vervielfältigter Organe ausspricht und in bezug auf die Blütenphyllome im Anschluß an Geoffroy von Darwin wie folgt ausgeführt wird (Variieren II, S. 451): Wenn

die Kronblätter, Staubfäden, Pistille, Samen bei Pflanzen sehr zahlreich sind, so ist die Zahl meist variabel. Die Erklärung dieser einfachen Tatsache liegt durchaus nicht auf der Hand. Auch Eichler (1875, S. 10) äußert sich ähnlich. Er führt als Familien mit großer Konstanz Umbelliferen, Cruciferen und Compositen, als solche welche leichter variieren, Primulaceen, Ericaceen, Jasminaceen, Rubiaceen, Rosaceen, Crassulaceen, unter den Monocotylen die Smilaceen und Cyperaceen an. Schon aus den angeführten Beispielen aber geht hervor, daß die Größe der Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Blüte nicht nur auf die Anzahl der Blätter im Quirl zurückzuführen ist, sondern daß auch Pflanzen mit gleicher Quirlzahl ganz verschieden variabel sein können, vgl. z. B. Cruciferen und Umbelliferen auf der einen, Rubiaceen und Primulaceen auf der anderen Seite. Eichler erörtert diesen Wechsel der Zahlenverhältnisse in der Blüte dann noch etwas eingehender und weist auf Schwankungen nicht nur von Familie zu Familie und Art zu Art, sondern auch innerhalb derselben Spezies, ja auf ein und demselben Individuum hin. Er nimmt für diese Fälle eine wirkliche originäre Variabilität in den Quirlzahlen an.

Trotz dieser Erörterungen war es Eichler und den älteren Morphologen wohl kaum darum zu tun, solche Abweichungen zu studieren, ihnen lag es wie gesagt am Typus, ähnlich wie Linné auf dem Gebiete der Systematik.

Heute haben wir die Bedeutung dieser Variationen als Teile eines organischen Ganzen erkannt. Ihr Studium und ihre scharfe Erfassung (siehe S. 7) sind zur unbedingten Notwendigkeit, aber zugleich auch möglich geworden. Die Variationsrechnung gibt uns die Mittel dazu an die Hand.

Wir wollen uns nun kurz danach umsehen, welche Ergebnisse auf diesem Gebiete bisher erzielt wurden. Wir gliedern dazu den Stoff in zwei Abschnitte.

Spezielle Darstellung der Variationsverhältnisse der Zahl in der Blüte auf statistischer Basis.

Anfangs waren die genaueren Angaben über Variationen der Zahl in der Blüte noch durchgehends mehr gelegentlicher Natur und entbehrten eigentlich statistischer Grundlagen. Wenn Müller in Befruchtung der Blumen 1873, S. 450 für die Petalen von *Abutilon* angibt:

Petalenzahl . .	5	6	7
Einzelfälle . . .	145	103	13,

so entspringt das zufälliger Beobachtung, wenngleich die Zahlen uns schon eine typisch schiefe Verteilung darbieten. Wenn aber Goebel 1882 das Schwanken der Staubblattzahl bei Rosaceen und

anderen Blüten untersucht, so bringt er den Zahlen selbst nur untergeordnetes Interesse entgegen: sein Interesse konzentriert sich auf die Bedingungen, welche verschiedene Zahlen hervorbringen. Ganz im Gegenteil bestanden bei den ersten Autoren, welche die Variationen in den Blütenwirteln auf rein statistischer Grundlage untersuchten, in allererster Linie rein mathematische Interessen (Pearson, Ludwig etc.). Wir sehen von dieser Betrachtungsweise im folgenden natürlich durchaus ab und stellen die Statistik ausschließlich in den Dienst unserer morphologisch-biologischen Untersuchungen.

Die Lage des oder der Mittelwerte (M).

Einer der ersten Autoren, welcher den Mittelwert der Anzahl von Blütenorganen ermittelte, ist Cockerell (1890). Er studierte die Variabilität der Folliculi bei *Caltha palustris*. Weiter hat Burkill, 1895 etc. eine ganze Anzahl von Blütenvariationen nach dieser Richtung betrachtet.

Auf breiter Grundlage und mit allen Hilfsmitteln der Variationsstatistik hat sich sodann seit den neunziger Jahren vor allem Ludwig mit der Untersuchung der Mittelwerte beschäftigt. In der Hauptsache behandelt er zwar Blütenstände, deren Betrachtung nicht hierher gehört, doch hat er auch Blüten untersucht, so 1898 und 1900 *Trollius europaeus* und *Ranunculus arvensis* auf Grund eigener Zählung und solcher von Heyer. Es lassen sich, wie auch bei der Untersuchung der Blütenstände, mehr oder weniger enge Beziehungen der Werte von M zur Braun-Schimper'schen Reihe konstruieren (vgl. dazu auch 1898 über *Mercurialis*, *Crataegus*, *Pirus* Pledge, 1898 und Harris, 1911).

Weiter wendet sich das Interesse zum Studium von

Kurvenverlauf und Variantenverteilung.

Allgemeine Studien über den Kurvenverlauf organischer Varianten unternahmen bekanntlich Pearson und Ludwig. Bei Blüten wurde er eingehend zuerst von de Vries (1894) untersucht. Derselbe konnte bei einer Reihe von Blütenblättern die Variantenverteilung nach halben Galtonkurven feststellen, so z. B. bei *Caltha palustris* Blbl., *Potentilla* Blbl., *Rubus caesius* Kelch., *Weigelia amabilis* Blbl., *Acer Pseudoplatanus* (Gynaeceum) (vgl. dazu auch Mutationstheorie 1900, I. S. 430 ff.). Dasselbe fand Mac Leod (1895, S. 355) für die Griffel von *Oenothera Lamarckiana*. De Vries hat gleich anfangs auf die Beeinflussung des Kurvenverlaufes durch äußere Bedingungen hingewiesen und damit die absolute Bedeutung desselben in gewisser Weise beschränkt.

Für die Verteilung der Variation im Blütenbau von *Linaria vulgaris* fand Vöchting (1898) eine ideale Gauß'sche Wahrschein-

lichkeitskurve. Die daraus abgeleiteten Schlüsse haben uns schon beschäftigt. Reinöhl (1903) konnte die Variantenverteilung im Andröceum von *Stellaria*, welche an einem sehr großen Material studiert wurde, auf äußere Bedingungen zurückführen, wie wir sogleich näher sehen werden. Von eingehenderen Studien sei dann noch an Burkill's (1902) Untersuchungen der Variationskurven für die einzelnen Blütenphyllome von *Ranunculus arvensis* erinnert.

Variabilitätsgröße der Blütenphyllome.

Der Variabilitätsgröße der Blütenblattkreise wendet wohl zuerst Verschaffelt (1894, S. 350), besondere Aufmerksamkeit zu. Er berechnet dieselbe mit Hilfe von Galton's Quartil, beispielsweise für *Hydrangea hortensis* und *Papaver somniferum*. Des gleichen Maßes bedient sich Mac Leod 1899 zur Feststellung der Variabilitätsgröße der Blütenblätter von *Ficaria ranunculoides*. Auch Tammes, 1904, benützt diese Methode zur Bestimmung der Variabilitätsgröße der Anzahl der Früchte von *Ranunculus arvensis* und *Malva vulgaris* im Zusammenhange mit den äußeren Bedingungen.

Später wird das viel bessere Variabilitätsmaß, die Standardabweichung $\sigma(\varepsilon)$ für die Zahl der Blütenblätter etc. bei *Ficaria ranunculoides* von seiten verschiedener Autoren angewandt. Auch Reinöhl (1903) berechnet die Variabilitätsgröße im Andröceum von *Stellaria media* mit Hilfe der Standardabweichung.

Für uns gewinnen die statistischen Feststellungen aber erst im Zusammenhange mit äußeren und inneren, die Gestaltung der Blüte bedingenden Faktoren tieferes Interesse. Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung dieser Zusammenhänge.

Untersuchungen über die Ursachen für das Zustandekommen der Zahlenvariationen.

Man hatte begonnen, die Ursachen für das Zustandekommen der Anomalien auf nicht statistischem Wege zu erklären. Schon im Jahre 1856 berichtet Watelet über abweichende Zahlenverhältnisse in der Blüte von *Raphanus Raphanistrum*, hervorgerufen durch Verwundung. Weiter führte Goebel (1882) die Variabilität der Zahl der Staubblätter bei Rosaceen teils auf Raumverhältnissen am Vegetationspunkt, teils auf Ernährungsbedingungen zurück. Sachs suchte Zahl und Stellung der Blütenorgane ganz allgemein von Raumverhältnissen am Vegetationspunkt abzuleiten (1893). Später hat Sturm (1910) die sehr verschiedenen Zahl- und Stellungsverhältnisse der Kelchglieder von *Adoxa Moschatellina* (1—5) auf Druckwirkung in den dichten Blütenständen zurückgeführt. Ganz neuerdings (1914) hat Murbeck die Variation der Blütenglieder von *Comarum* auf entwicklungsgeschichtlicher

Basis betrachtet und sektionsweise Anlage der Blütenglieder feststellen können.

Ernährung und Auslese.

Mit statistischen Hilfsmitteln hat wohl zuerst de Vries (1894) gezeigt, wie die Variantenverteilung der Blütenblätter durch Kultur und Auslese verschoben werden kann. Er konnte halbe Galtonkurven im Petalenkreis von *Ranunculus bulbosus* in symmetrische Variationskurven umwandeln. Es ließ sich zeigen, wie sich aus am wilden Standort angedeuteten Einzelvarianten Anfänge diskontinuierlicher Variation auffinden lassen, aus denen dann durch Auslese Plusvarianten zu erzielen sind, mit einem M, welches in der wilden Kurve auf einer extremen Variante lag. Die Wirkung der Momente von Ernährung und Auslese wurde hier indessen noch nicht scharf gegetrennt (vgl. de Vries, I, S. 582).

Ernährungs- und andere Außeneinflüsse der verschiedensten Art wurden aber dann in ihrer Wirkung auf die Variationsverhältnisse von Blütenphyllomen von sehr verschiedenen Seiten studiert. Besonders klassisch geschah es durch Vöchting, Reinöhl und Klebs. Wir betrachten die einzelnen Faktoren gesondert.

Boden und Ernährungseinflüsse.

Zunächst hat Haacke (1896) *Campanula glomerata* an verschieden trockenen Standorten auf die Zahl der Narbenstrahlen untersucht und feststellen können, daß die häufigste Zahl 3 mit steigender Trockenheit immer mehr zugunsten der Zweizahl zurücktritt. Auch Burkill hat die Zahl der Blütenglieder bei *Ranunculus arvensis* in ihrer Variation im Zusammenhange mit den Bodenverhältnissen studiert.

In eingehender und äußerst sorgfältiger Weise wird die Abhängigkeit der Staubblattvariabilität von den Standortsbedingungen bei *Stellaria media* durch Reinöhl untersucht. Während unter günstigen Bedingungen M bei ca. 4,3—4,7 liegt, fällt es unter ungünstigen Bedingungen auf ca. 3,3, im ersten Falle liegt der Kurvengipfel auf 5, im zweiten auf 3 Staubblättern, im ersten Falle ist $\sigma(\varepsilon)$ 1—1,5, im zweiten ca. 0,65. An der gleichen Pflanze hat neuerdings auch Kraft (1917) die Abhängigkeit der Blütenvariationen von äußeren Bedingungen studiert. Die Ergebnisse sind aber, da statistische Angaben ganz fehlen, im Vergleich zu den Untersuchungen Reinöhl's weniger überzeugend. Nach den Untersuchungen von Mac Leod wird der Variabilitätskoëffizient für die Zahl der Narbenstrahlen bei *Papaver Rhoeas* im Gegensatz zu den Staubblättern von *Stellaria media* durch kärgliche Ernährung gesteigert, während die Quartilgröße nach den Untersuchungen von Tammes (1904) für die Früchtchenzahl von *Ranunculus arvensis* und *Malva vul-*

guris durch schlechte Ernährung nur sehr unerheblich beeinflußt wird.

Unter den verschiedensten Ernährungsbedingungen, abweichenden Bodenverhältnissen, bei Darreichung verschiedener Chemikalien etc. untersuchte Klebs die Größe der Variabilität der Blütenphyllome von verschiedenen Crassulaceen. Bei *Sedum spectabile* bestimmte er die Variantenverteilung, M und σ (s). Er kam im einzelnen zu den verschiedensten interessanten Resultaten, auf die wir hier nicht näher eingehen können. Es genüge ganz allgemein, darauf hinzuweisen, daß durch abweichende äußere Bedingungen die Variabilitätsgröße ganz erheblich gesteigert werden konnte und daß versucht wird, die Variantenverteilung durch das Verhältnis von Kohlenstoffernährung und Nährsalzquantum zu erklären. Auf die bei *Sempervivum Funkii* erzielten Ergebnisse werden wir später bei Betrachtung der Korrelationen noch eingehender zurückkommen. Hier genüge der Hinweis, daß die Variationsbreite in allen Kreisen durch abweichende Bedingungen erhöht, der Mittelwert nach den Minusvarianten verschoben wurde (S. 274).

Einzelne Angaben über Einfluß von Ernährungsbedingungen auf die Zahl der Blütenphyllome ohne statistische Hilfsmittel liegen dann natürlich noch für sehr verschiedene Blüten vor. Es sei als Beispiel an die Mitteilung Buchenau's erinnert, daß die Anzahl der Blütenblätter bei *Juncus*-Arten mit der Ausgiebigkeit der Ernährung wechselt.

Licht.

Daß das Licht auf die Quantität der bei *Linaria spuria* auftretenden Blütenvariationen von bestimmenden Einfluß ist, stellte Vöchting (1898) fest. Auf statistischer Grundlage zeigt sodann Reinöhl, daß auch die Staubblattvariabilität von *Stellaria media* durch das Licht weitgehend beeinflußt wird. Bei schwacher Beleuchtung liegt der Variantengipfel auf Ordinate 3, stärkere Beleuchtung macht Variante 5 zur Maximalordinate, wozu ein weiterer Gipfel auf der Ordinate 8 kommt. Wie bei ungünstiger Bodenbeschaffenheit so wird auch bei verringerter Beleuchtung σ (s) immer kleiner. — In neuester Zeit zeigte sodann Losch (1916), daß an gut beleuchteten Standorten σ und M der Sepalenzahl von *Anemone nemorosa* steigt, wobei allerdings nicht sicherzustellen ist, ob hier Licht oder Temperatur der ausschlaggebende Faktor ist.

Die Beeinflussung der Blütenvariationen durch die Qualität des Lichtes, die verschiedenen Spektralbezirke untersuchte vor allem Klebs (1906, S. 196) bei Crassulaceenblüten. Es ist zu erwarten, daß solche Untersuchungen im Zusammenhange mit zahlenkritischer Behandlung noch vielerlei wichtige Resultate zeitigen werden.

Temperatur.

Verschiedentlich ist auch der Einfluß der Temperatur auf die Variantenverteilung in der Blüte Gegenstand der Untersuchung gewesen. So sagt Müller (Befr. der Blumen S. 182): Von den 10 Staubgefäßen bei *Stellaria media* sind fast immer einige, meist sogar 5—7 verkümmert, im ganzen, wie mir schien, um so mehr, je kälter die Jahreszeit. Burkill kommt zum gleichen Resultat auf Grund einiger Zählungen und Goethart (1899) führt die Variabilität der Staubblätter von *Malva crispa* (S. 391) auf wechselnde Temperaturverhältnisse in verschiedenen Klimaten zurück. Im Gegensatz hierzu weist Reinöhl nach, daß in allen diesen Fällen zu geringe Zählungen zu den Schlußfolgerungen verführt haben dürften und zeigt für das Andröceum von *Stellaria media*, daß die Temperatur sicher nicht, sondern, wie wir sahen, das Licht ausschlaggebend ist.

Ich (1913) selbst habe dann bei *Ficaria ranunculoides* auf Grund eigener und fremder Anschauung die Petalenzahl studiert und war zu dem Ergebnis gekommen, daß mit steigender Temperatur bezw. in wärmeren Klimaten die Zahl der Blumenblätter im Mittelwert zunahm. Das läßt sich allerdings nicht, wie ich später sah, vollkommen mit den in der Biometrika publizierten Arbeiten in Übereinstimmung bringen, wenngleich nicht zu verkennen ist, daß auch hier klimatische Faktoren wirksam sind (vgl. die Zählungen aus Gais mit hohem M auf 8 –10 Blütenblättern). Um die Differenzen zu erklären, wird man in Zukunft alle Standortsbedingungen stets berücksichtigen müssen. Höchstwahrscheinlich spielen bei Bestimmung der Blütenblattzahl das Licht, die Temperatur, maritimes Klima, die Stellung an der Pflanze, die Blüheperiode, Rasseneigentümlichkeiten etc. eine Rolle. Ganz dasselbe dürfte wohl für die entsprechenden Feststellungen für *Caltha palustris* von Falck (1910, 1912), Jensen (1914) und Gertz gelten und wird neuerdings auch für *Anemone nemorosa* von Losch betont. Will man über die Ursachen der Blumenblattvariabilität hier ins Reine kommen, so wird man ganz entsprechende Untersuchungen auszuführen haben, wie sie von Stark (1915) für den Laubblattquirl von *Paris quadrifolia* unter Berücksichtigung der allerverschiedensten Faktoren angestellt wurden. Vergleichende Zählungen, welche mit einer Reihe von Pflanzen von Falck in der Gegend von Stockholm und von mir in Württemberg an verschiedenen Standorten begonnen wurden, weisen nachdrücklich auf eine solche Behandlung der Frage hin. Daß aber die Variabilität der Blumenkronenzahlen in den verschiedensten Gruppen derartig angreifbar sein dürfte, dafür noch einige Beispiele.

Wenn Malme (1907) auseinandersetzt, er habe bei forma succica der *Gentiana campestris* in Södermannland zuerst auf zahlreiche trimere Blüten hinweisen können, während sonst vorzüglich pentamere Varianten gefunden wurden, so könnte man vielleicht auch an ein

Auftreten blumenblattärmerer Rassen im Norden denken. Andererseits teilt Dahlgren (1910/11) mit, nach Angabe von fil. Kand. Th. Fries variiere *Campanula rotundifolia* in Torne Lappmark ganz außerordentlich, so daß er untersuchen wolle, ob vielleicht im Norden mehr Anomalien ausgebildet würden als im Süden. In ähnlicher Weise fand Witte (1905) für *Campanula rotundifolia* bei Luleå 10% abweichender Blüten, während Dahlgren aus S.-Schweden erheblich niedrigere Prozentsätze angibt. Dasselbe könnte für die Griffelzahl von *Parnassia palustris* gelten. Hier fanden die mitteleuropäischen Autoren im höchsten Falle 9%, Seemann in Alaska aber ca. 50% von der 4-Zahl abweichender Werte (vgl. Burkill, 1896).

Periodizität der Blütenvariationen.

Daß die Zahl der Blütenblätter an verschiedenen Orten der Pflanzen verschieden sein kann, das ist eine altbekannte Tatsache. Klassische Beispiele dafür sind *Berberis*, *Adoxa Moschatellina* etc. Manchmal kommen bestimmte Orte für die abweichenden Zahlenverhältnisse in Frage, wie gerade bei *Berberis*, bei *Ruta graveolens*, in anderen Fällen sind die Abweichungen mehr über die Pflanze verteilt.

In neuester Zeit wurden diese Variationsverhältnisse verschiedentlich auf statistischer Basis behandelt. So teilt Malme (1907) für *Gentiana campestris* mit, daß Trimerie ausschließlich bei Seitenblüten vorkommt. Auf Grund größerer Zahlen erörtert sodann Geyer (1908) das Vorkommen verschiedenzähliger Blüten bei *Menyanthes trifoliata*. Auch Sturm's (1910) Bearbeitung der *Adoxa Moschatellina* gehört hierher. Zweifellos liegen für ähnliche Verhältnisse noch eine größere Anzahl Daten vor, auf die wir aber im einzelnen nicht eingehen können.

Nicht sowohl die Stellung an der Pflanze als das Vorkommen verschiedener Blütenvarianten im Laufe der Blüheperiode hat sodann eine größere Anzahl von Autoren untersucht. Schon Peyritsch (1870, S. 30) machte bei seinen Versuchen über die Pelorien von *Leonurus Cardiaca* die Erfahrung, daß am Beginn und während der Höhe der Entwicklung die Gipfelblüten der Sprosse pelorisch waren, während die zuletzt gebildeten Sprosse anderweitig abnorme Blüten, vielfach Mittelbildungen zwischen zygomorphen und aktinomorphen Blüten entwickelten. In ähnlicher Weise zeigte Heinricher (1892, S. 80), daß die ersten Blüten bei *Iris pallida* atavistisch waren, d. h. 6 Staubblätter aufwiesen, dann später solche mit normalen untermengt erscheinen, die anderweitig abnormen Blüten aber erst ganz gegen den Schluß der Blütezeit auftreten. Er folgert daraus, daß zwischen durch Atavismus abnormen Blüten und den anderweitig Monströsen ein tieferer Unterschied zum Ausdruck kommt.

Besonders eingehend und auf statistischem Wege hat dann wieder Reinöhl die Frage bei *Stellaria media* verfolgt (S. 168—170) und gefunden, daß mit dem Alter der Pflanzen die Zahl der Staubgefäße wechselt. Der Gipfel der Variationskurve liegt zu Anfang auf 3, in der Mitte der Entwicklung auf 5, am Ende wiederum auf 3. Die Anschauung Burkill's, daß die jüngsten Blüten die zahlreichsten Staubfäden aufwiesen, konnte als fälschlich und auf zu geringen Zählungen beruhend zurückgewiesen werden. Ebenfalls auf statistischer Basis beruhen mancherlei Angaben von Vuillemin, von denen mir die neueren (La loi et l'anomalie, 1913) leider nicht zugänglich gewesen sind. Ich möchte aber zwei frühere Beispiele anführen. Über die Blütenvariationen von *Phlox subulata* äußert sich Vuillemin (1907, S. 20) wie folgt: „Les divers nombres (der Blumenblätter) varient de fréquence selon l'époque de la floraison. Les nombres 5 et 6 sont normaux à toutes les périodes et gardent entre eux un rapport voisin d'un neuvième. Les nombres 4 et 7 sont limités à l'apogée de la floraison (sauf les cas sporadiques), le premier devançant le second." Interessante Angaben weiß derselbe Autor auch über die periodische Verteilung der Pelorien bei *Antirrhinum* zu machen: „Le tracé montre que le nombre des pélories isomères oscille entre 30 et 50% aux divers niveaux, mais que le taux de l'ensemble des pélories décroît de 83 à 33% du premier au quatorzième noeud parallèlement à celui des fleurs pléiomères." Mit dem Blühestadium wechseln nach Losch auch die Plus- und Minusvarianten der Sepalen bei *Anemone nemorosa*, während nach Burkill die durchschnittliche Anzahl von Organen nach und nach im Verlaufe der Lebensperiode von *Ranunculus arvensis* abnimmt (vgl. dazu auch *Potentilla Anserina* de Vries, I, S. 635).

Fragen wir aber nun nach den Untersuchungen, welche es sich zur Aufgabe gemacht haben, den Ursachen dieser periodischen Variantenverteilung der Blütenteile nachzugehen.

Von manchen Seiten wird die Ernährung schlechthin als ausschlaggebend für das Auftreten bestimmter Varianten angesehen. Schon Linné sagt (Philos. bot. S. 215): Fiunt haec monstra (flores multiplicati, pleni, floriferi) frequentissime a culturae mangonia et nimio alimento. Das ist ziemlich dasselbe, was de Vries in neuerer Zeit immer wieder betonte: Gute Ernährung bestärkt das Auftreten von Anomalien. Ich habe mich mit dieser Anschauung schon anderweitig beschäftigt und verweise darauf an dieser Stelle (1909, S. 200). In unserem Zusammenhange aber möchte ich ein paar besonders instruktive Beispiele in dieser Richtung nebeneinanderstellen. De Vries (1900, S. 635) hatte zur Bekräftigung dessen, daß die gute Ernährung auch dann die Anomalie begünstigt, wenn dieselbe in einer Reduktion besteht, Zählungen der Blütenblätter von *Potentilla Anserina*, welche normal zu 5, anormal zu 4 bezw. 3 vorhanden sind, vorgenommen, einmal

bei in gedüngtem, das andere Mal in ungedüngtem Boden erwachsenen Pflanzen. In gedüngtem Boden erhielt er 65%, in ungedüngtem Boden nur 49% Blüten mit 3 bezw. 4 Blumenblättern. Die Zählungen sind allerdings nicht an besonders großem Material (384 Einzelblüten) vorgenommen worden und dürften deshalb noch nicht bindend sein. Zudem erforderte diese Pflanze im Zusammenhange mit ihren in der Blumenblattzahl häufig besonders variablen Verwandten sicher noch eingehendere Behandlung. Besonders wäre noch das Folgende festzustellen. Wir kennen *Potentilla*-Arten mit normal 4- und solche mit normal 5-blättrigen Blüten. Werden nun wirklich immer dann, wenn Varianten in der Zahl auftreten, die anormalen, d. h. seltneren, durch die ausgiebigere Ernährung begünstigt?

Oder denken wir an *Gentiana*-Arten, die teils 4-, teils 5-, teils 6-blättrig normal sind. Wie stellt sich da der Einfluß der Ernährung auf die Anzahl der Blütenblätter? Daß bei den Gentianen die gute Ernährung die normale Blütenblattzahl nicht immer auslöst, wird durch Malme's Untersuchung an *Gentiana campestris* gezeigt, nach denen Trimerie daselbst fast ausschließlich auf Seitenzweigen vorkommt (1907, S. 363). Vollständige Trimerie in terminaler Blüte hat Malme nur einmal gefunden und zwar bei einem Individuum mit in dreizähligen Wirteln stehenden Blättern. Das widerspricht aber doch offensichtlich der allgemeinen Formel bei de Vries, denn es ist doch kaum zu bezweifeln, daß die trimeren Blüten, wenn überhaupt, als das Anormale aufzufassen sind, dennoch aber stehen sie auf den Seitenzweigen, also offensichtlich den Stellen schlechter Ernährung. Ihr Verhalten ist demnach dasselbe wie das der Pelorien von *Linaria spuria* (Vöchting) und gelegentlich auch derjenigen von *Linaria vulgaris* (vgl. Ratzeburg, 1825, Hofmeister, 1868, S. 560, Anm.).

In anderen Fällen wurde häufig die Erfahrung gemacht, daß Pleiomerie und gute Ernährung parallel gehen. Schon Goebel (1882, S. 357) zeigte, daß die untersten, am besten ernährten Blüten von *Agrimonia Eupatorium* viel mehr Staubgefäße enthalten als die oberen, schwächer ernährten oder die kräftig ernährten Blüten von *Nigella damascena* 5 Fruchtblätter aufwiesen, die später gebildeten teils 4, teils 3 (Organogr. 1900, S. 716). Dasselbe zeigt Burkill auf statistischer Basis für *Ranunculus arvensis*. Auch Murbeck (1914) fand, daß bei *Comarum palustre* die pleiomeren Blüten an den Stellen kräftiger Ernährung, kräftigen Zweigen etc. stehen. Und solcher Erfahrungen gibt es sicher noch sehr vielerlei. Indessen diese Regel ist nicht ohne Ausnahme. Velenovsky sagt: „Wir haben auch Blütenstände, wo die Endblüte eine kleinere Zahl aufweist als die übrigen Blüten. So hat *Phlox orata* eine vierzählige Terminalblüte, während die anderen Blüten fünfzählig sind. Das gleiche kommt bei *Viscaria vulgaris* vor. Man wird also durch

diese Beispiele zur Vorsicht angehalten in der Wertung der Ernährungseinflüsse und erkennt die große Zahl ungelöster Fragen, die hier noch der Erledigung harrt."

Jahreszeiten.

Es liegt nahe, daß periodische Verhältnisse in der Verteilung der Blütenvarianten sich auch in dem Prozentsatz aussprechen, in welchem die einzelnen Varianten zu den verschiedenen Jahreszeiten aufgefunden werden. Schon Mac Leod findet für *Ficaria verna* (vgl. dazu die Zahlenwerte bei Alice Lee, 1901, S. 318) bei den frühen Blüten erheblich mehr Staubblätter und Stempel als bei den späten. Weiter konnte Reinöhl ebenfalls auf statistischem Wege zeigen, daß zwar zu allen Jahreszeiten Blüten mit 3 Staubgefäßen am häufigsten sind, daß aber im Frühjahr und Herbst die relative Häufigkeit dieser Blüten größer ist als im Sommer. Auf Grund einer Reihe von Überlegungen (S. 166 -168) kann die mit dem Lebensalter der einzelnen Pflanze wechselnde Anzahl der Staubblätter hierfür verantwortlich gemacht werden (vgl. dazu auch Ritter, 1909).

Vererbung.

Die neuzeitliche Biologie steht im Zeichen der Vererbungslehre. Es ist verwunderlich, daß Vererbungsuntersuchungen noch so wenig in den Dienst morphologischer Betrachtung gestellt worden sind. Man kann dies kaum anders als dadurch verstehen, daß die Morphologie heute die unmodernste botanische Disziplin darstellt. Wir werden aber erkennen, wie Vererbungsuntersuchungen in breitestem Maße unbedingt zur Klärung der Blütengestaltung gehören.

In früherer Zeit galt die Vererbung weit vom Typus abweichender Varianten oder Monstrositäten als unmöglich. Hören wir, was hierzu Vrolik (1844) sagt: „Die Naturforscher sind darüber ziemlich einverstanden, daß sichtbare Abweichungen von der gewöhnlichen Form oder sogenannte Monstrositäten sich bloß auf den Gegenstand beschränken, an dem sie sich zeigen, und also nicht durch Fortpflanzung sich dem Geschlechte mitteilen, das dadurch erzeugt wird. Monstrositäten sind durchgängig unfähig, sich fortzupflanzen und wenn es je geschieht, so hält man sich überzeugt, daß durch die Frucht, welche aus der Vermischung der beiden Geschlechter hervorgegangen ist, die ursprüngliche und nicht die entartete Form zurückgegeben wird, welche sie erzeugt. — Es gibt berühmte Gelehrte, die dies so bestimmt behaupten, daß sie die Entscheidung der Frage davon abhängig machen wollen, ob sonderbar erscheinende Formen bloß für Modifikationen zu halten sind, oder ob sie als eine gänzliche Abweichung von der natürlichen Beschaffenheit betrachtet werden müssen. — Wiewohl diese Behaup-

tung im allgemeinen als gültig anerkannt ist, so fehlt es doch nicht an Beispielen, daß sichtbare Abweichungen von einem Gegenstande sich dem anderen mitteilen und sozusagen einen Geschlechtszug bilden." Als Beispiel solcher vererbten Monstrosität beschreibt Vrolik *Digitalis purpurea peloria*. Auch sonst haben vereinzelte Forscher älterer Zeit schon längst erbliche Blütenanomalien oder Monstrositäten beschrieben. Gerade für Pelorien gibt es eine größere Reihe derartiger Arbeiten (vgl. Sirks, 1915). Hofmeister (1868, S. 557) unterscheidet schon ganz allgemein zwischen erblichen und nichterblichen Monstrositäten, von denen die letzteren aber häufiger seien als die ersteren.

Besonders eingehend hat sich dann 1890 Heinricher mit der Erblichkeit von Blütenvariationen bei *Iris*-Arten beschäftigt. Er konnte zeigen, daß das Auftreten des inneren Staubblattkreises, welches von ihm vorzüglich bei *Iris pallida* beobachtet wurde, durch Generationen unter mannigfaltigen Abänderungen konstant blieb und sich durch Auslese steigern ließ.

In den letzten Jahren sind mannigfache Erblichkeitsuntersuchungen von Blütenvariationen auf der Grundlage der Mendel'schen Vererbungsgesetze angestellt worden. Auch hier waren es wieder die Pelorien, welche besondere Aufmerksamkeit auf sich zogen. Keeble, Pellew und Jones untersuchten 1910 die Vererbung der Pelorien bei Digitalis und Baur (1910) und Lotsy (1910) zeigten, wie die Pelorien von *Antirrhinum* Mendel'scher Vererbung folgen.

Statistische Untersuchungen von Blütenvariationen auf der Basis der neuzeitlichen Grundsätze der Vererbungslehre liegen aber noch kaum vor. Anfänge dazu bilden die Arbeiten von de Vries über *Ranunculus bulbosus* und *Linaria vulgaris Peloria*. Vöchting und Reinöhl sammelten die Blüten ihrer Versuchspflanzen ohne Wahl im Freien. Die Ergebnisse ihrer Untersuchungen belehren uns demnach über das Auftreten der einzelnen Varianten draußen im Freien, oder mit Johannsen's Worte, in der Population, also bei freier Kreuzung und unter den gerade am Standort obwaltenden Bedingungen. Schon Vöchting hatte allerdings die Frage aufgeworfen, ob die von ihm beobachtete ideale Verteilung der Varianten wohl allgemein zu beobachten sei und bemerkte: „Sonach deutet also alles darauf hin, daß nicht äußere Bedingungen die Bildung der Anomalien an unserer Pflanze hervorrufen, sondern daß sie auf der Wirkung innerer Ursachen beruhen, solcher, die mit der Konstitution der Spezies gegeben sind." Dieser Gedankengang ist dann von Jost (1899) aufgenommen worden. Er hat gemeinsam mit Wislicenus in Franken und allein im Elsaß verschiedentliche Zählungen von Blüten der *Linaria spuria* vorgenommen. Es konnte dadurch mehrfach das wichtige Resultat gewonnen werden, daß

Standorte mit viel höherem Anomaliegehalt, als durch Vöchting, aufgefunden wurden, vorkommen. In der Gegend von Schweinfurth wurden unter 2560 gezählten Blüten 23,4 % „Anomalien" gefunden, im Elsaß bei Maursmünster unter 852 Blüten 13,5 %, in 2 anderen Fällen 11,7 und 6,3 %. Jost schloß aus diesen Befunden, daß die Anomalien zweifellos erblicher Natur sein müssen. Er stellte sie den hauptsächlich sonst bekannt gewordenen und durch Goebel in der Organographie vereinigten an die Seite. — Wie vorsichtig man aber in der Wertung statistischer Daten gerade nach der Seite der Erblichkeit sein muß, ergibt sich aus Ludwig's Zählungen der Blütenblätter von *Ficaria ranunculoides*. Er glaubt aus verschiedenen Mittelwerten und Variabilitätsgrößen, die er für die Blütenorgane dieser Pflanze an mehreren Standorten fand, auf petites espèces schließen zu können, doch wurde von Alice Lee im gleichen Jahre nach Berechnung der Zählungen Ludwig's (1901) und Vergleich derselben mit den ebenfalls berechneten früheren Zählungen Mac Leod's betont, daß die von Ludwig erhaltenen Differenzen „are not by any means greater than the same plant in the same locality at different periods of its season or the same plant in different districts at the same period has been known to give." Zweifellos wären auch die von Dorsey (1912) bei einer Anzahl Weinsorten statistisch ermittelten verschiedenen Durchschnittswerte für die Staubblatt- bezw. Kronblattzahl unter ähnlichen Gesichtspunkten näher zu prüfen. Und auch die schon wiederholt erwähnten Zählungen schwedischer Autoren an *Campanula* und *Gentiana* bedürften erneuter Bearbeitung auf einwandfreier Vererbungsgrundlage. Auch die vierkarpelligen Cruciferenformen (wie Blaringhem's *Capsella Viguieri*, die *Tetrapoma* und *Holargidium*-Arten (vgl. Solm's, 1900) bedürften solcher statistischer Vererbungsuntersuchungen.

Die Statistik bietet uns aber nicht nur die Möglichkeit, die Variabilität der Blütenphyllome innerhalb eines Kreises zu studieren; auch das gegenseitige Verhalten der Variationen in verschiedenen Blütenkreisen läßt sich mit Hilfe statistischer Methoden näher betrachten. Wir wenden uns zu diesem Zwecke zum Studium der Korrelationen der Blütenvariationen.

Korrelationen.

Das gegenseitige Verhalten der einzelnen Teile in der Blüte gehört zu den am meisten und besten studierten Gegenständen der Botanik. Wie die Zahl der Glieder in den einzelnen Wirteln, die Symmetrieverhältnisse der ganzen Blüte, so gehören die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Blütenteile zum Problem der Blütengestalt, auf dessen Lösung von den Botanikern schon so viele Mühe verwandt wurde. Wichtige Gesetzmäßigkeiten verschie-

dener Art sind aufgefunden worden, welche uns Einblick in die Gestaltungsprozesse am Vegetationspunkt und das gegenseitige Verhältnis der Blütenorgane gestatten.

Die klassische Zusammenstellung des Tatsächlichen über die gegenseitige Stellung der einzelnen Blütenteile liegt in Eichler's Blütendiagrammen vor, die geniale Zurückführung all der vielen einzelnen Stellungsverhältnisse auf mathematische Grundlagen hatte die Braun-Schimper'sche Reihe gegeben. An sie schloß sich eine Epoche in der Morphologie an. Während aber durch diese Untersuchungen Einzeldaten auf eine gemeinsame Grundlage zurückgeführt werden sollten, welche keine Erklärung des Geschehens zu bieten beansprucht, bemühte man sich später darum, die Ursachen der gegenseitigen Beziehungen festzustellen.

Zuerst waren es äußere Bedingungen, die man in ihrer Wirkung auf die Blüte studierte. Vöchting, Goebel und Sachs stehen hier an der Spitze. Und bis in die neueste Zeit ist man auf diesem Gebiete mit verfeinerter Methodik vorgegangen. Uns werden in dieser Richtung besonders die Arbeiten von Klebs beschäftigen.

Druckverhältnisse am Vegetationspunkt suchte Schwendener zur Erklärung der Stellungsverhältnisse heranzuziehen. Die Untersuchungen von Vöchting, Jost, Winkler u. a. zeigten indessen, daß die mechanische Theorie in ihrer allgemeinen Fassung nicht haltbar ist. Die genannten Autoren legen dar, daß mechanisch-äußere Gründe nicht zur Erklärung der Stellungsverhältnisse genügen, sondern in erster Linie innere Gründe vorliegen, welche hier bestimmend wirken. „Bei dem heutigen Stand unserer Einsicht in die Lebensvorgänge", sagt Winkler (II. S. 540), „stoßen wir bei der Analyse eines jeden Gestaltungsvorganges bald auf einen Punkt, wo unsere Analyse vorderhand Halt machen und zu inneren Gründen ihre Zuflucht nehmen muß." Beantworten wir aber mit Winkler die Frage, um was für innere Gründe es sich dabei handelt, so kommen wir dazu, in ihnen nichts anderes als Korrelations- und Vererbungsfaktoren zu sehen. Wie nötig das Studium der Vererbungsfaktoren zur Kenntnis der Blütengestaltung ist, suchte ich im vorigen Abschnitt auseinanderzusetzen. Wir wollen nun im folgenden untersuchen, inwiefern Korrelationsverhältnisse den Blütenbau beeinflussen.

Unter Korrelationen verstehen wir mit Pfeffer (II, S. 195) die Gesamtheit der physiologischen Wechselbeziehungen, gleichviel ob es sich um Stoffwechselprozesse oder Wachstumsvorgänge handelt. Wie Johannsen (II. S. 314) ausführlich darstellt, hat man unter diesem Namen Korrelation vielfach aber zwei ganz verschiedene Sachen durcheinander geworfen: „Einerseits die stets wirkenden physiologischen Verkettungen in jedem gegebenen individuellen

Organismus, und andererseits die durch den Vergleich verschiedener Individuen zu beleuchtende Variabilität in den Verkettungsweisen." Die erste nennt Johannsen physiologische Korrelation, die zweite korrelative Variabilität. Man könnte die zweite wohl auch als genetische Korrelation bezeichnen, da bei ihr die Einzeleigenschaften gemeinsam vererbt werden, also in ein und denselben oder in mehreren miteinander verkoppelten Genen übertragen werden. Beide Formen der Korrelation müssen wir im folgenden stets streng unterscheiden.

Wir werden das Gebiet der Korrelationen hier aber noch einschränken, indem wir die qualitativen Korrelationen beiseite lassen und uns nur mit den quantitativen beschäftigen (vgl. Pfeffer, S. 195ff.). Von diesen aber wiederum wird nur auf solche eingegangen, welche zahlenmäßig statistisch faßbar sind. Eine solche Behandlung wird aber erst dann möglich, wenn wir auf den in der Einleitung gewonnenen Erkenntnissen weiterbauen, d. h. in unserem Falle die Abweichungen vom „Typus", die Variationen der Zahl in den Blütenwirteln nicht als etwas „Besonderes", sondern als den Variationsbereich des Organes auffassen. Wir werden dann die einzelnen Glieder des Variationsspielraumes jedes Wirtels, als die Variationen derselben, untereinander in Beziehung setzen und auf diese Weise die Korrelationsgröße der Blütenwirtel bestimmen. Wir müssen uns dabei aber immer auf 2 Wirtel beschränken, da die Berechnung der Korrelationen zwischen mehreren Wirteln zu weit führen würde. Wir werden aber vorerst gut tun, diese Korrelationsstudien noch etwas mehr an frühere morphologische Vorstellungen anzuknüpfen.

Wir scheiden mit Eichler (S. 8) bezw. Naegeli (S. 496) azyklische (spiroidische), hemizyklische (spirozyklische) und zyklische (holozyklische) Blüten und stellen uns mit Naegeli auf den Boden der Annahme, die azyklischen Blüten stünden am Anfange der Entwicklung. Wir denken an den Sporangienstand von *Lycopodium* und fassen ihn als den Typus einer azyklischen Blüte auf. Hier existiert noch keine Scheidung in die verschiedenen Blütenblattregionen. Von diesem einfachsten Stadium bis zu den phylogenetisch am weitesten fortgeschrittenen Bildungen gibt es viele Entwicklungsreihen, ein Stadium bildet beispielsweise die Blüte von *Calycanthus floridus*, welche zwar noch durchaus spiralige Anordnung ihrer Teile zeigt, aber dennoch zwischen Perigonblättern, Andröceum und Gynaeceum scheiden läßt. Als Beispiel der hemizyklischen sei an viele andere Ranunculaceen erinnert. Schließlich folgt die zyklische Blüte, wo die Spirale vollkommen in einzelne Kreise aufgelöst ist. Die einzelnen Wirtel sind einmal noch polymer, in anderen Fällen sind sie oligomer geworden. Oligomere wie polymere können euzyklisch und heterozyklisch sein. Bei den

euzyklischen Blüten sind sämtliche Blütenblattkreise isomer, bei den heterozyklischen ist die Zahl in den einzelnen Wirteln verschieden, sie sind heteromer. Die Grade der Heterozyklie können sehr verschieden sein, je nachdem nur ein Kreis in der Zahl von den anderen abweicht, oder aber mehrere bis alle Kreise verschiedene Zahlen aufzuweisen haben. (Alle Einzelheiten finden sich bei Celakovsky, 1894.)

„Eine solche Auffassung der Blüte hat", wie Naegeli (1884, S. 501) auseinandersetzt, „besondere Vorzüge. Die ältere vergleichende Morphologie ging, wie wir schon weiter oben sahen, von verschiedenen Typen aus und erklärt daraus, namentlich unter Zuhilfenahme von Abort, Vervielfältigung (Verdoppelung, Spaltung) und Verschiebung das abweichende Verhalten verwandter Pflanzen. Damit ist gegenüber dem rein beschreibenden Verfahren viel gewonnen, indem die Blüten ganzer Familien oder ganzer Gruppen von Familien auf einen einheitlichen Plan zurückgeführt wurden. Aber es wird durch dieses Verfahren nur das gegenseitige Verhältnis derjenigen Bildungen erklärt, die von einem Typus abgeleitet werden können. Für die Beziehung der verschiedenen Typen untereinander ist damit noch nichts geschehen, ebensowenig für die überall so zahlreich auftretenden Ausnahmen und Variationen, ... daß man aber nicht einfach neben den als typisch erklärten Bildungen von Ausnahmen und Variationen, gleichsam als von einem Naturspiel sprechen darf, liegt doch auf der Hand. Jede Bildung hat ihre reale Existenz, ihre bestimmten Ursachen und muß erklärt werden. Erst wenn für alle Variationen in einer Familie die phylogenetischen Ursachen nachgewiesen sind, kann von systematischer Erkenntnis die Rede sein."

Die Darstellung Naegeli's läßt unser Problem klar erkennen: Es handelt sich darum, durch Erfassung sämtlicher Varianten der Blütenwirtel die Beziehungen derselben zueinander zu erkennen. Wir wollen untersuchen, auf welchen Wegen dies möglich wird.

Bei euzyklischen Blüten ist die Sache in vielen Fällen eine sehr einfache. Die Variabilitätsgröße σ ist da zumeist sehr klein, oft nahezu 0. Treten dennoch einzelne Varianten auf, so sind sie in den aufeinanderfolgenden Wirteln die gleichen, r, der Korrelationskoeffizient, wird dann nahezu oder ganz gleich 1 sein. Ohne geeignete Bastardierungsversuche werden wir dieses r allerdings nur physiologisch und nicht genetisch auffassen dürfen. „Ein Zusammentreffen erblicher Charaktere kann nicht einfach als Korrelation aufgefaßt werden. Solche Charaktere könnten ja jeder für sich — und vielleicht in verschiedenen Epochen der Stammesgeschichte —, für die betreffende Rasse oder Sippe eigentümlich geworden sein" sagt Darwin. Aber auch das physiologische r bleibt

durch Einwirkungen verschiedener äußerer Bedingungen auf seine Größe zu prüfen (vgl. Goebel, Klebs).

Das tatsächliche Vorkommen solcher Korrelationen in der Blüte finden wir aber mit viel Verständnis schon von Jäger behandelt. Er weist auf gewisse Verhältnisse der Koexistenz von Mißbildungen mehrerer gleichartiger oder ungleichartiger Organe hin und erörtert diese speziell auch für die Blüten (S. 250): „Die unbekannte Ursache, durch welche die Koexistenz einer ähnlichen Mißbildung mehrerer Organe bedingt wird, kann man durch den Ausdruck Assoziationen der Mißbildungen bezeichnen . . . So ist z. B. häufig die Zahl der petalorum und der staminum gleichzeitig abgeändert, ebenso die der Blumen und Blätter bei *Fuchsia* etc." „Allein es scheint, daß die meisten dieser Mißbildungen noch unter dem höheren Verhältnis der Relation stehen, wodurch die gradweise Differenz der Produkte der Mißbildung eines oder mehrerer gleichzeitig veränderter Organe und somit die Konfirmation einer durch Mißentwicklung eines oder mehrerer Organe entstandenen Mißbildung, z. B. der Blume bestimmt wird. . . . Noch mehr aber ist dies der Fall bei der S. 90 beschriebenen Mißbildung der Tulpen, bei welcher sich die Zahlenverhältnisse des Pistills, der Staminum und petalorum wie auch in vielen normalen Beispielen nach einem bestimmten Verhältnis abändern."

Jäger ist diesen Relationen der Zahlenverhältnisse in den verschiedenen Blumenblattkreisen in mancher Hinsicht weiter nachgegangen. Man findet einzelne Beispiele S. 85 ff. ausgeführt. Vgl. dazu auch de Candolle, Organogr. (1828. S. 468/69).

Weniger eingehend behandeln Wigand und Moquin-Tandon diese Fragen. Der letztere sagt S. 331: „Im allgemeinen treten Vermehrung von Kelch und Blumenblättern in inniger Verbindung auf. Wenn der Kelch einer Blüte von *Jasminum officinale* 6 Stücke hat, so kann man fast mit Gewißheit annehmen, die Blume werde ebenfalls 6 Abschnitte annehmen;" oder S. 336: „Wie wir bereits gesehen, so zieht die Vermehrung der Kelchblätter meistenteils auch eine Vermehrung der Blumenblätter nach sich. Die Beobachtung lehrt ferner, daß die Spaltung eines Teiles in irgend einem Wirtel eine ähnliche Spaltung auch in den benachbarten Wirteln herbeiführt. Geradeso wie das Fehlschlagen eines Gliedes in einem Kreis fast allemal von einem Fehlschlagen in einem höher oder tiefer stehenden folgenden begleitet ist. Nur selten wächst ein Organ vereinzelt einem Wirtel zu; am häufigsten erstreckt sich die nämliche Anomalie auf alle Kreise." Das wird von einer großen Reihe von Einzelbeispielen gestützt, deren man übrigens auch in größerer Anzahl bei Engelmann: de Antholysi S. 20 begegnet. Ganz entsprechend äußert sich Sachs, 1892, S. 245: „Ist einmal durch irgendwelche einstweilen noch unbekannte Ursache die Zahl

der ersten Quirlglieder gegeben, so ist damit auch oft die Zahl und Stellung der folgenden bestimmt. So findet man z. B. in derselben Inflorescenz von *Gentiana lutea* statt regelmäßig typisch 5zähliger Blüten 3zählige, 4-, 6-, 7-, 8zählige Kreise des Kelches, der Korolle und des Androeceums."

Nun ist aber, wie schon Jäger erkannt hat, eine solche enge Korrelation nichts allgemeines. Ein Blick in Penzig's Teratologie lehrt Fälle ungleichmäßiger Variation der verschiedenen Wirtel in großer Zahl kennen. Man vergleiche nur beispielsweise Solanaceen, Borragineen, Rubiaceen, Campanulaceen etc., ja sogar in Familien mit so konstantem Blütenbau wie die Cruciferen, kommen Fälle vor, wo die Variabilität in den einzelnen Kreisen recht verschieden ist. Solche Fälle sind für manche *Lepidium*-Arten bekannt, z. B. *Lepidium ruderale*, wo die Staubblattzahl bei zumeist gleichbleibender Kronblattzahl zwischen 1 und 6 schwankt (Eichler, 1865) oder wie schon Hofmeister (S. 571) anführt, bei *Stellaria media* und *Scleranthus annuus*. Von Interesse sind aus früherer Zeit hier auch Peyritsch's Arbeiten über Labiatenpelorien, bei denen die einzelnen Kreise durchaus nicht gleichzählig variieren (1870, S. 12).

In manchen Fällen wurde diesen Korrelationen schon etwas eingehendere Aufmerksamkeit geschenkt. So sei nochmals an Witte's und Dahlgren's Arbeiten an Campanulaceen-Arten erinnert. Für *Campanula rotundifolia*, *persicaefolia*, *patula* und *rapunculoides* werden hier die mannigfaltigen Kombinationen, in welchen die Zahlen in den einzelnen Blütenwirteln zusammentreffen, aufgeführt. Fast alle Möglichkeiten sind dabei realisiert. Ich habe die Zahlen, die von Dahlgren in einer größeren Tabelle, mit der man aber so, wie sie ist, nicht gar zu viel anfangen kann, in einigen Korrelationstabellen vereinigt.

Kelch	Krone							Krone	Staubblätter							Staubblatt	Fruchtblätter				
	3	4	5	6	7	8	9		3	4	5	6	7	8	9		2	3	4	5	6
3	3	2						3	2	1	1					3	2				
4		168	2	0				4	1	193	22	1				4	8	177	10		
5	1	47	108	32	2			5		1	110	1				5	16	67	69	2	
6			2	79				6			19	111	1			6	1	42	51		
7					3			7			2	1	2			7		2	1		
8							1	8								8					
9								9							1	9					1

In diesen Tabellen fehlen die „normalen" Blüten. Man erkennt aber aus den Tabellen, daß auch dann, wenn die Blüte „anormal" zu werden beginnt, die Variationen in den einzelnen Kreisen noch

in recht nahen Beziehungen zueinander verharren. Die anderen von Dahlgren geprüften *Campanula*-Arten dürften prinzipiell keine Abweichungen von den hier dargelegten Verhältnissen bieten. Weniger enge Beziehungen zwischen den aufeinanderfolgenden Wirteln bestehen nach den Untersuchungen Geyer's schon bei *Menyanthes*.

Korrelationsstudien von Klebs an Crassulaceenblüten.

Bekanntlich hat Klebs durch sehr starke Variation der Außenbedingungen die Variabilität von *Sempervivum Funkii* und *Sedum spectabile* in weitem Umfange nach den verschiedensten Richtungen zu beeinflussen gesucht. Wie sehr ihm das gelungen ist, ist zu bekannt, als daß es hier nochmals erörtert werden müßte. Gleichzeitig hat Klebs an recht einheitlichem Material die physiologischen Korrelationen mit Hilfe größerer Zahlen studiert.

Klebs' umfangreiches Zahlenmaterial ist auf statistischer Grundlage nur für *Sedum spectabile* zusammengestellt, Korrelationsberechnungen wurden weder bei *Sempervivum* noch bei *Sedum* ausgeführt. Durch solche Berechnungen ließe sich aber die Übersichtlichkeit vielleicht noch etwas erhöhen und die Resultate ließen sich etwas schärfer fassen. Da das Zahlenmaterial, welches ein wertvolles Glied in der Untersuchungskette der Korrelationsverhältnisse der Blüte darstellt, vorliegt, so habe ich die nötigen Berechnungen, soweit das noch möglich und wünschenswert war, nachträglich ausgeführt.

Doch sehen wir erst zu, was Klebs über die Korrelation der Zahlenwerte in den verschiedenen Wirteln selbst aussagt. Auf S. 275 führt er aus: „Das Verhältnis der Gliederzahlen in einer Blüte ist unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen relativ konstant. Unter 530 Blüten fanden sich 10,9 % abweichende, bei den schon etwas abweichend kultivierten Exemplaren mit 70 Blüten 25,7 %, in der Gesamtheit von 600 Blüten 12.6 %. Vor allem aber handelt es sich dabei stets um kleinere Abweichungen, die die Karpidenzahl betreffen, um die Verminderung von einem Karpell in der größten Mehrzahl der Fälle, selten von 2 Karpiden oder um die Vermehrung von 1 resp. 2 Karpiden. Unter den veränderten Lebensbedingungen tritt die selbständige Variation aller Blütenglieder in hohem Grade hervor. Unter den gezählten 287 Blüten fanden sich 187 mit abweichenden Verhältniszahlen, d. h. 65 % und die Abweichungen gingen, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, außerordentlich viel weiter."

Klebs kommt also zu dem Ergebnis, daß die Variation der Blütenglieder unter den veränderten Lebensbedingungen selbständig von statten ging. Er spricht das auch bei der Behandlung der Kelchblätter S. 277 aus, indem er sagt: „Wie ein Blick auf die Tabelle (S. 246) zeigt, variiert die Zahl der Kelchblätter in den abweichenden Blütenformen unabhängig von der Zahl der anderen Organe."

Wenden wir uns aber nun zu den Korrelationsberechnungen, die durchaus im Anschlusse an Johannsen mit Hilfe der Bravais'schen Formel ausgeführt wurden. Die folgenden Tabellen

Korrelationen zwischen Anzahl von Blumenblättern und Karpiden in den Blüten lateraler Zweige von *Sempervivum Funkii* (nach Versuchen von Klebs).

Karpiden \ Blumenblätter	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
0							2	2		2	1	1																	8
1																													
2	*					1		1																					2
3																													
4								1		2																			3
5								1			1	1																	3
6							3	6	3	3	2																		17
7							4	15	6	5	3	1				1													35
8	1							8	33	9	6																		57
9	1							5	7	18	7	1	1																40
10				1				1	3	3	17	3	2			1													31
11									2	1	8	9	1																21
12										1	7	2	7																17
13											1	3	2	2															8
14											1		1	2	2														6
15												1	1			1													3
16													1	1															2
17														1															1
18														1		1	1												3
19																	1												1
20																													
21																		1											1
22																													
23																													
24																													
25																													
26																													
27																					1								1
	2			1		1	9	40	54	44	54	22	16	7	2	4	2	1			1								260

$r = 0{,}6538 \pm 0{,}036$

stellen das Material zusammen, welches für die Blüten von *Sempervivum Funkii* gewonnen wurde, die an den lateralen Zweigen unter verschiedenen Bedingungen kultivierter Pflanzen auftreten.

Korrelation zwischen Anzahl von Staubblättern und Blumenblättern in den Blüten lateraler Zweige von *Sempervivum Funkii* (nach Versuchen von Klebs).

Staubblätter \ Blumenblätter	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
0																		
1																		
2																		
3																		
4						1		1										2
5																		
6								1										1
7								1										1
8								1		1	1							3
9								2		1	1							4
10	2						1	1	1	1			1					7
11				1			1				1							3
12							3	2		3	3							11
13							2	4	3	2	6	1						18
14								23	3	7	2	3	1					39
15								4	5	1	3	2				1		16
16								3	42	6	2					1		54
17										3	2		1					6
18								1		19	5	1						26
19									1		5	1	1	1				9
20										1	20		1				1	23
21											3	1						4
22											3	10						13
23												2	1					3
24												1	8				1	10
25														1				1
26													1	2				3
27														1				1
	2			1		1	7	44	55	45	57	22	15	5		2	2	258

$r = 0{,}6186 \pm 0{,}038$

Beide Korrelationsberechnungen erweisen also, daß die Variation der einzelnen Glieder in den verschiedenen Wirteln trotz künstlich außerordentlich gesteigertem σ noch keineswegs unabhängig voneinander von statten geht, vielmehr noch einen ganz stattlichen Wert besitzt.

Ganz dasselbe läßt sich auf Grund der Angaben von Klebs für Blumenblätter und Karpiden von *Sedum spectabile* berechnen. Ich habe auch diese Berechnung ausgeführt:

Karpiden	Blumenblätter 3	4	5	6	7	8	9	
3	1	5	1					7
4	2	305	34	1				342
5	2	58	1820	13	1	1		1895
6		11	23	3	1			38
7		7	13	1	1			22
8		2	3					5
9					1			1
10					1			1
11							1	1
	5	388	1894	18	5	1	1	2312

y

x

$\sigma_x = 0{,}50611$

$\sigma_y = 0{,}42077$

$\mathbf{r = 0{,}621 \pm 0{,}013}$

Auch hier also ist r noch 0,621. Wir finden demnach, daß bei unter abweichenden Bedingungen gesteigertem σ der Korrelationskoeffizient r verkleinert wird, die Korrelation aber immer noch in ziemlich erheblichem Maße besteht.

Die veränderten äußeren Bedingungen sind also im vorliegenden Falle imstande, die Korrelation erheblich herabzusetzen, aber durchaus nicht zu sprengen. Es bleibt die Frage, ob es möglich sein wird, das Gestaltungsvermögen der Pflanze soweit zu beeinflussen, daß jede Korrelation schwindet, was doch sicher mit unter die von Klebs auf S. 303 ff. aufgestellten Forderungen an die experimentelle Behandlung der Variationen gehört, wenn er sagt: „es müßte möglich sein, . . . jede Variation an einem jeden Individuum hervorzurufen.“ Die zahlenkritische Untersuchung wird uns über das Ausmaß des Erfolges stets die beste Antwort erteilen.

Korrelationsberechnungen auf Grund großen Zahlenmaterials wurden dann schon früher für *Ficaria ranunculoides* angestellt. Wir werfen auch auf diese Untersuchungen einen kurzen Blick.

Ficaria ranunculoides.

Auf die Korrelation zwischen der Kelch- und Kronenblattzahl von *Ficaria ranunculoides* lenkte schon 1890 Hildebrand die Aufmerksamkeit. Er hatte unter einer größeren Anzahl Blüten mit sehr wechselnder Kelch- und Blumenblattzahl eine Blüte gefunden, welche 5 Kelchblätter und 5 Kronenblätter aufwies, also in dieser Beziehung normalen Ranunculaceen-Blüten glich. Hildebrand beabsichtigte nun, sein Augenmerk darauf zu richten, ob er weiterhin Pflanzen mit nur 5zähligen Blüten würde beobachten können. Er hält das allerdings für ziemlich zweifelhaft, da er einzelne Pflanzen beobachtet habe, bei denen die Zahlenverhältnisse in der Blüte sehr verschiedene waren. Immerhin hält er die Sache einer längeren Untersuchung wert, um zu sehen, ob die Anlage zur Bildung von 5 Kelchblättern und 5 Blumenblättern, welche bei den meisten Ranunculaceen-Blüten ausnahmslos(?) zum Ausdruck kommt, auch bei der verwandten *Ficaria* in Ausnahmefällen zur Ausbildung gelangt.

Die modernen Korrelationsuntersuchungen bei *Ficaria* haben nun zwar recht andersartige Ergebnisse gezeitigt. Zuerst war es Mac Leod, welcher im Jahre 1899 die Korrelation zwischen Staubblatt und Fruchtblattzahl bei dieser Pflanze untersuchte. Er fand eine ziemlich starke Korrelation zwischen beiden, die er mit Hilfe der Verschaffelt'schen Korrelationsberechnung feststellte. Da sich aber diese Methode auf die Galton'sche Quartilberechnung stützt, welche die Mediane als Ausgang der Berechnung benützt, und nicht den Mittelwert, so hat Mac Leod's Berechnung nicht zu völlig stichhaltigem Ergebnis geführt. Es wird das von Weldon (1901) und Reitsma (1907) dargelegt, welche die Korrelation weniger hoch finden. 1901 (S. 11) hat dann auch Ludwig Korrelationstabellen für die Sepalen und Petalen mitgeteilt, deren Werte von Alice Lee mit Hilfe von σ ausgerechnet wurden. Schließlich finden sich noch in Biometrika II, 1902/03, S. 145 auf umfangreichen Zählungen beruhende Korrelationstabellen für sämtliche Blütenphyllome von *Ficaria*. Relativ niedrig sind diese Koeffizienten für die äußeren Kreise, höher — 0,7489 — für Staub- und Fruchtblätter. Zu verschiedenen Blüheperioden sind sie verschieden hoch.

Trotz der zahlreichen Zählungen sagen uns aber die Korrelationswerte für *Ficaria* in biologischem Sinne noch recht wenig aus, was sicher in gleicher Weise zu erklären ist wie bei den oben besprochenen einfachen Variantenwerten.

Für eine andere Ranunculacee, *R. arvensis*, hat Burkill auch Korrelationstabellen aufgestellt. Aus den Tabellen geht hervor, daß zwischen den einzelnen Wirteln nur lose, durch äußere Bedingungen recht weitgehend zu beeinflussende Korrelationen bestehen. Burkill bildet sich theoretische Vorstellungen über diese

Korrelationen und studiert die Ernährungseinflüsse im Zusammenhange mit den korrelativen Veränderungen.

Schon längst haben weiter die gegenseitigen Verhältnisse der Zahlen in den Wirteln von

Paris quadrifolia

das Interesse verschiedener Forscher hervorgerufen. Wenn wir von den älteren Untersuchungen absehen, so bringen Vogler (1903) und Magnin (1903) auf Grund größerer Zahlen beachtenswerte Angaben. Die Hauptresultate decken sich bei beiden Autoren. Es zeigt sich, daß die Zahl der Abweichungen von der Norm 4 und damit die Variationsgröße von außen nach innen abnimmt. Vogler gibt an:

	Zahl der Abweichungen
Blätter	281
Kelchblätter . . .	81
Kronblätter . . .	60
Staubblätter . . .	74
Griffel	56

Die größere Zahl im Andröceum wird aus der Achtzähligkeit dieses Kreises, in welchem die Wahrscheinlichkeit zu variieren größer sei als in den 4zähligen Kreisen, hergeleitet.

Beide Autoren finden weiterhin, daß die Variabilität der Blüte bei 4blättrigen Exemplaren eine erheblich geringere als bei 5—6-blättrigen ist. Bei 4blättrigen fand Vogler unter 915 Pflanzen nur 4, bei 5blättrigen unter 225 30, bei 6blättrigen unter 20 aber 6 unregelmäßige Blüten, was den folgenden Prozentsätzen entspricht:

4blättrige Pflanzen . .	0,44 %,
5blättrige Pflanzen . .	11,4 %,
6blättrige Pflanzen . .	23,1 %.

Die von Magnin beobachtete Form war offenbar etwas variantenreicher, was auch daraus hervorgeht, daß Stark (1915, S. 674) hier in der ganzen Literatur allein ein 8blättriges Individuum angegeben findet und auch selbst nie ein solches wiederfand. Das Ergebnis stimmt aber im großen und ganzen mit dem Vogler's überein und läßt sich dahin zusammenfassen, daß Individuen, die im äußeren Kreise von der Normalzahl abweichen, auch in den anderen Kreisen eine viel geringere Konstanz zeigen als solche mit der Normalzahl[1]).

Parnassia palustris.

In seinem Aufsatz in der botanischen Zeitung vom Jahre 1852: Abnorme Normalgestaltungen berichtet Roeper über *Parnassia*

1) Die Arbeit von Stark aus den Ber. d. d. bot. Ges. Jahrg. 1917 konnte hier nicht mehr berücksichtigt werden.

palustris pentagyna: „Jahrelang hatte ich bei *Parnassia* nach einer typischen, d. h. 5gliedrigen Frucht gesucht und wohl über tausend ihrer so zierlichen Blumen mit stets getäuschter Hoffnung beiseite gelegt. Da ward endlich meine Ausdauer belohnt, insofern ich, zuerst am 23. August 1848 und später am 12. August 1851 bei Dalwitzhof, unweit Rostock, das längst ersehnte mit eigenen Augen zu erblicken so glücklich war. In mehreren der übrigens ganz normalen Blumen zeichnete sich die Frucht durch 5 Nähte und 5 Narben aus." Fünfgliedrige Gynaeceen von *Parnassia* wurden vorher schon von Bravais, später von verschiedenen Seiten, aber fast überall nur vereinzelt festgestellt (vgl. Burkill, 1896), mit der schon oben erwähnten Ausnahme von Seemann, der sie in Alaska in ca. 50% der Fälle gefunden zu haben angibt. Burkill selbst hat bei seinem Material ca. 9% im Gynaeceum abweichender Blüten gefunden. Das Material Burkill's in Korrelationstabellen zusammengeordnet und berechnet bringt in mancher Beziehung recht beachtenswerte Ergebnisse.

Burkill hat 5182 Blüten von *Parnassia* gezählt. Stellen wir die Zahlen für Petalen und Karpelle in das Korrelationsschema zusammen, so erhalten wir:

Petalen	Karpelle			
	3	4	5	6
3				
4		13		
5			5150	
6				19

$r = 1$

Ganz anders bei der Zusammenstellung des Materials für Petalen und Gynaeceum. Hier ergibt sich:

Petalen	Karpelle				
	3	4	5	6	
3					
4	9	4			13
5	201	4700	224	25	5150
6	1	3	14	1	19
	211	4707	238	26	5182

x

y

$\sigma_x = 0{,}07558$

$\sigma_y = 0{,}36663$

$r = 0{,}1603 + 0{,}0001$

Hier ist also r im Gegenteil sehr klein. Die r's zwischen den verschiedenen Wirteln sind demnach sehr verschieden. Hätten wir allerdings Seemann's Material untersucht, so wäre r sicher auch im letzteren Falle viel größer geworden. Das Problem wäre, festzustellen, ob die verschiedenen r's physiologisch oder genetisch differieren bezw. in welchem Grade äußere oder innere Bedingungen die Größe dieser beeinflussen.

Die angeführten Beispiele werden genügen, zu zeigen, in welcher Richtung Variabilitätsuntersuchungen auf der Basis unserer neuzeitlichen Forschungsergebnisse und vor allem auch unter Berücksichtigung der Tatsachen der Vererbung unsere Kenntnis von den die Blütengestaltung beherrschenden Gesetzen zu fördern imstande sind und von welcher Bedeutung es ist, bei blütenmorphologischen Studien immer Normales und Abnormes gegeneinander schwankend und wirkend zu betrachten. Der Blick in die Vergangenheit aber, den wir in den vorstehenden Ausführungen getan haben, wird hoffentlich den sich überall regenden neueren Einzeluntersuchungen auf unserem Gebiete eine allgemeinere Grundlage zu geben imstande sein.

Literatur.

1. Abel, O. Was ist eine Monstrosität? Ber. d. Sekt. z. Paläontologie und Abstammungslehre. Verhandl. K. K. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien **60**, 1900, S. 129—146.
2. Bateson, W. Materials for the study of variation. 1894.
3. — W. u. A. On Variations in the floral Symmetry of certain Plants having irregular Corollas. Journ. of the Linnean Soc. 28, 1892. Botany S. 386.
4. — and D. F. M. Pertz. Notes on the inheritance of Variations in the corolla of *Veronica Buxbaumii*. Proc. Cambr. Philos. Society 10, Pt. II, 1898, S. 78.
5. Baur. Vererbungs- und Bastardierungsuntersuchungen mit *Antirrhinum*. Zeitschr. f. Abstgs.- u. Vererbgsl. 3, 1910, S. 34—98.
6. Biometrika II, 1903, S. 145. Cooperative investigationes on plant. II Variation and correlation in lesser claudine from divers localities.
7. Blaringhem, L. Mutations et traumatismes. Paris 1908.
8. — Les mutations de la Bourse à pasteur (*Capsella Heegeri* Solms, *C. Viguieri* n. sp.). Bull. Scientif. 1911, **44**, S. 275—307.
9. Braun, A. Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an dem Tannenzapfen. Nova acta acad. caes. Leop.-Carol. 1831, Bd. 15.
10. — Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maße. Flora 1835, I, S. 145.
11. Bravais, L. Examen organographique des Nectaires. Annal. des sc. natur. Bot., II. Série, Tom XVIII, S. 164.
11a. — L. u. A. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées, ibid. T. VII, 1837, S. 42.
12. Buchenau. Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abh. d. naturw. Vereins zu Bremen, II.

13. Burkill. On some variations in the number of stamens and carpells. Linn. Soc. Journ. Bot. **31**, 1895, S. 216—45.
14. — Teratological observations on *Parnassia palustris* L. Journ. of Bot. **34**, 1896, S. 12.
14a. — On the variation of the flower of *Ranunculus arvensis*. Journ. Asiat. Soc. Bengal. **71** [1902], Port II, Nr. 2, S. 93.
15. Cassini. Opuscules phytologiques T. I, II, Paris 1826.
16. Celakovsky, L. J. Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzber. K. böhm. Ges. Wiss. 1894, S. 9.
17. Charlier. A statistical description of trientalis europaea. Ark. f. Bot. **12**, Nr. 14, 1913.
18. Cockerell. Variability in the number of follicles in Caltha. Nature 1890.
19. Correns. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **44**, 1907, S. 124.
20. Dahlgren. Studier öfver afvikande tal förhållanden och andra anomalier i blommorna hos några *Campanula arter*. Arkiv f. Bot. **10**, Nr. 10, 1910/11.
21. Darwin. Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von Carus 1876.
22. — Die Entstehung der Arten. Übers. von Carus 1876.
23. De Candolle. Théorie élémentaire 1813.
23a. — Organographie 1826. Übers. von Meissner 1828.
24. Dorsey. Variation in the floral structures of Vitis. Bull. of the Torrey botan. Club **39**, 1912, S. 37.
25. Eichler. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora 1865. S. 433.
26. — Blütendiagramme. 1875 und 1878.
27. Falck. Om några bildnings afvikelser in blomman hos *Caltha palustris* L. Svensk. bot. Tidskr. **4**. 1910.
28. — Några ord om variationen Antalet Kalkblad hos *Caltha palustris*, ibid. 1912, S. 632.
29. Freyhold. Über Symmetrieverhältnisse und Zygomorphismus der Blüten. Jahresber. über die höhere Bürgerschule zu Eupen 1874.
30. Garjeanne. Beobachtungen und Kulturversuche über eine Blütenanomalie von *Linaria vulgaris*. Flora 1901, **88**, S. 78.
31. Gejer. Afvikande tal förhållanden i blomman hos *Menyanthes trifoliata* L. Svensk. bot. Tidskr. **2**, 1908, S. 95.
32. Geoffroy, Isidore. Histoire des Anomalies 1832.
33. Gertz, O. Om variationen antaled Kalkblad hos *Caltha palustris* L. Bot. Notiser 1913. Ibid. 1914 (227/28).
34. Goebel. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Z. 1881, 40, S. 353.
35. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schenk's Handb. d. Bot. (in Enzyklopädie d. Naturwissenschaften 1884).
36. — Organographie. I. Auflage. 1898. II. Auflage. 1913/1915.
37. Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über „gepaarte" Blattanlagen. Flora **103**, 1911, S. 248—262.
38. Goethart, J. W. C. Beiträge zur Kenntnis des Malvaceen Androeceums. Bot. Z. 1890, **48**, S. 337.
39. Haacke. Entwicklungsmechanische Untersuchungen. Biolog. Zentralbl. 1896. S. 544.
40. Harris. Teratological fruits of *Ptelea*. Bull. Torr. Bot. Cl. **38**, 1911, S. 385/89.
41. Heinricher. Versuche über die Vererbung von Rückschlagserscheinungen bei Pflanzen. Ein Beitrag zur Blütenmorphologie der Gattung *Iris*. Jahrb. wiss. Bot. **24**, 1892, S. 52.

42. Heinricher. *Iris pallida* Lam., *abavia*, das Ergebnis einer auf Grund atavistischer Merkmale vorgenommenen Züchtung und ihre Geschichte. Biolog. Zentralbl. **16**, 1896, S. 13.
43. — Androdiöcie und Andromonöcie bei *Lilium croceum*. Flora **98**, 1908, S. 363.
44. Hildebrand. Einige Beiträge zur Pflanzenteratologie. Botan. Z. 1890, **48**. S. 305.
45. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868.
46. Jäger. Mißbildungen der Gewächse, 1814.
47. Jensen. *Caltha palustris*. Lidt Variationsstatistik. Flora og Fauna. Silkeborg 1914.
48. Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl., 1913.
49. Jost. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Z. 1888, 46. S. 357.
50. — Blütenanomalien bei *Linaria spuria*. Biol. Zentralbl. 1899, **19**, S. 187.
51. Keeble, Pellew and Jones. The inheritance of peloria and flower-colours in fox glove (*Digitalis purpurea*). New Phytologist IX, 1910, S. 68/77.
52. Kirschleger. Essai de la Tératologie, 1845.
53. Klebs. Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. **42**, 1906, S. 155.
54. — Studien über Variation. Arch. f. Entw.-Mech. **24**, 1907, S. 29.
55. — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss. 1909, 5 Abh.
56. Kraft. Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten. Flora 1917, **109**, S. 283.
57. Lee, Alice. Dr. Ludwig, on Variation and Correlation in plants. Biometrika I, 1901, S. 316.
58. Lehmann. Über Zwischenrassen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbungsl. **2**, 1909, S. 145.
59. — Kleinere Variationsstatistische Untersuchungen, ibid. 1903, S. 265.
60. — Bastardierungsuntersuchungen mit *Veronicis* der Gruppe *agrestis*, ibid. 1914, S. 88.
61. Linné. Philosophia botanica ed. II (curante Gleditsch), 1780.
62. — Amoenitates Academicae 1749, III, Peloria.
63. Losch. Über die Variation der Anzahl der Sepalen und der Hüllblätter bei *Anemone nemorosa* L. und den Verlauf der Variation während einer Blütenperiode nebst einigen teratologischen Beobachtungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **34**. 1916, S. 396.
64. Lotsy. La Théorie du Croisement. Archiv Néerl. d. Sc. Exactes et Naturelles. Sér. III, B, T. II, S. 178—238.
65. Ludwig. Verschiedene Blütenformen bei derselben Art. Biolog. Zentralbl. 1884/85, **4**, S. 225ff.
66. — Variationskurven der Pflanzen. Die Natur **22**, 1896, S. 309.
67. — Über Variationskurven. Bot. Zentralbl. **19**, 1898.
68. — Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrika I, 1901, S. 19—28.
69. Mac Leod. Over de veranderlijkheid van het aantal stempelstralen bij *Papaver*. Handv. h. 4 de Vlaamsch Naten Geneesk. Congres Sept. 1900, S. 11. — Botanish Jaarboek (*Dodonaea*) XI, 1899, S. 91.
70. Magnin. Les variations foliaires et florales du *Paris quadrifolia*. Ann. Soc. Bot. Lyon. Notes et Mém. 30, 1905, S. 157/196.
71. Magnus. Teratologische Mitteilungen. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1882.
72. Malme. Afvikande tal och ställnings förhållanden i blomman hos *Gentiana campestris*. Svensk bot. Tidskr. **1**, 1907, S. 263.
73. — Några Bildningsafvikelser i Blomman hos *Pyrola uniflora*, ibid. **1**, 1907, S. 270.

74. Masters. On the Relation between the abnormal and normal Formations in Plants. Proceed. Roy. Inst. Great. Brit. 1862, S. 223. Vegetable Teratology, 1869.
74a. Meinecke. Analogie des pétales et des étamines et sur leurs rapports numériques. Abh. Naturforscherges. Halle 1809.
75. Mohl, H. v. Beobachtung über die Umwandlung von Antheren in Carpelle, 1836.
76. Molliard. Tératologie et traumatisme. Rev. gén. 1903, S. 337.
77. Müller. Befruchtung der Blumen, 1873, S. 450.
78. Müller. Nature **26**, 1882, S. 81.
79. Muth. Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüte. Fünfstück's Beitr. z. wissenschaftl. Bot. III, 1899, S. 274.
80. Naegeli. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.
81. Penzig. Teratologie. 1890, 1894.
82. Peyritsch. Über Bildungsabweichungen bei Cruciferen. Jahrb. wiss. Bot. **8**, 1872, S. 117.
83. — Über Pelorien bei Labiaten. Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1870, I. Abt., **62**, S. 505.
84. Pledge. Second contribution on numerical variation of sports in *Ranunculus repens* L. Natural Science vol. XII, 1898, N. 73.
85. Reinöhl. Die Variationen im Andröceum der *Stellaria media* Cyr. Bot. Z. 1903, **61**, S. 159.
86. Reitsma, J. F. Correlative Variabiliteit biy Planten. Dissert. Amsterdam 1907.
87. Ritter, G. Über diskontinuierliche Variation im Organismenreiche. Beih. bot Centralbl. **25**, 1909, 1—29.
88. Roeper, J. Abnorme Normalgestaltungen. Bot. Z. 1852, **10**, S. 184.
89. — Normales und Abnormes, ibid. S. 425.
90. Sachs. Physiologische Notizen VII. Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora **77**, 1893, S. 217.
91. Schulz. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Bibl. bot. 1890, II.
92. Seemann. Botany of the Voyage of H. M. S. Herald. London 1852/57.
93. Sirks. La Nature de la Pélorie. Arch. Néerl. d. Sc. Exactes et Naturelles. Sér. III B, Tome II, S. 239 (1915).
94. Smith. Briefwechsel zwischen Linné und Jussieu. London 1821.
95. Solms-Laubach. Cruciferenstudien. I. *Capsella Heegeri*, eine neu entstandene Form der deutschen Flora. Bot. Z. 1900, **58**, S. 167.
96. Stark. Untersuchungen über die Variabilität bei *Paris quadrifolia* **7**, 1915, S. 673.
97. Stenzel. Abweichende Blüten heimischer Orchideen. Bibl. bot. 1902, H. 55.
98. Sturm. Monographische Studien über *Adoxa Moschatellina*. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **56**, 1910, S. 391—462.
99. Tammes, T. On the influence of nutrition on the fluctuating variability of some plants. R. Akad. Wetensch. Amsterdam 1904.
100. Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1910, 1913.
101. Vernon. Variation in Animals and Plants. London 1903.
102. Verschaffelt. Über graduelle Variabilität von pflanzlichen Eigenschaften. Ber. d. d. bot. Ges. **12**, 1894, S. 197.
103. — Über asymmetrische Variationskurven, ibid. 1895, **13**, S. 348.
104. Vöchting. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten, ibid. **25**, 1893, S. 285.
105. — Über Blütenanomalien. Jahrb. f. wiss. bot. **31**, 1898, S. 391.
106. Vogler. Variation der Blütenteile von *Ranunculus ficaria*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich **46**, 1901.

107. Vogler. Die Variabilität von *Paris quadrifolia* in der Umgebung von St. Gallen. Flora **92**, 1903, S. 483—89.

108. Vries, H. de. Über halbe Galton-Kurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **12**, 1894, S. 197.

109. — Mutationstheorie. 1900, 1903.

110. Vuillemin. Le nombre des Pétales chez le *Phlox subulata* L. Bull. des séances de la Soc. des Sc. de Nancy 1907. La périodicité des caractères spécifiques. Bull. Soc. Sc. Nancy **3**, S. 179/218, 1913.

110a. Watelet. Note sur un cas de tératologie observé dans une crucifère. Bull. soc. Bot. 1856, **3**, S. 644.

111. Weldon. Change in organic correlation of ficaria ranunculoides during flowering reason. Biometrika I, 1902, S. 125—128.

112. Winkler. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I. Jahrb. f. wiss. Bot. **36**, 1901, S. 1. II. ibid. **38**, 1903, S. 501.

113. Witte. Über abweichende Zahlenverhältnisse und einige andere Anomalien der Blüten der *Campanula rotundifolia* L. Arkiv för Botanik **4**, Nr. 17, 1905.

114. Wydler. Morphologische Beiträge. Flora **27**, 1844, S. 750. — Morphologische Mitteilungen. Flora **40**, 1857, S. 18.

115. Yule, Udny. Variation of the number of sepals in *Anemone nemorosa*. Biometrika I, 1902, S. 307—309.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
Begriff der Mißbildungen 4
Die Wege zum Studium der Blütenanomalien 6
Statistische Untersuchungen der Blütenvariationen 9
Spezielle Darstellung der Variationsverhältnisse der Zahl in der Blüte auf statistischer Basis 10
Die Lage der Mittelwerte 11
Kurvenverlauf und Variantenverteilung 11
Variabilitätsgröße der Blütenphyllome 12
Untersuchungen über die Ursachen für das Zustandekommen der Zahlenvariationen 12
Ernährung und Auslese 13
Boden und Ernährungseinflüsse 13
Licht 14
Temperatur 15
Periodizität 16
Jahreszeiten 19
Vererbung 19
Korrelationen 21
Korrelationsuntersuchungen von Klebs an Crassulaceenblüten . 27
Ficaria ranunculoides 31
Paris quadrifolia 32
Parnassia palustris 32
Literaturübersicht 34

Referate.

N. Zuntz. Ernährung und Nahrungsmittel.

3. Auflage. Kl. 8°. 136 S. Mit 6 Abbild. im Text und 1 Tafel. Leipzig-Berlin 1918, Verlag von B. G. Teubner.

Die Forderungen des Krieges haben für alle Bewohner Deutschlands die Fragen der Ernährung in den Vordergrund gerückt und so sind eine Reihe von Schriften in den letzten Jahren erschienen, welche dem damit geweckten Interesse und Bedürfnis entgegenkommen. Auch das vorliegende Werkchen ist nunmehr neu erschienen, mit wesentlichen der Zeit gemäßen Änderungen gegenüber der früheren Frenzel'schen Fassung und dient dieser Aufgabe. Es gibt dem Leser von seiten des sachverständigen Fachmannes die Tatsachen an die Hand, die er bedarf, wenn er sich für dieses äußerst wichtige Gebiet ein gewisses Verständnis und Urteil erwerben und bilden will. Die Darstellung ist einfach gehalten, jedem zugänglich und verständlich. Möge das Werkchen in viele Hände, auch von Nicht-Ärzten, gelangen und das Verständnis für diese lebenswichtigen Fragen anbahnen!

E. Weinland.

Neuerschienene Bücher

die der Zeitschrift zugegangen sind.

(Eine Besprechung der hier genannten Bücher ist vorbehalten.)

Biologische Grenz- und Tagesfragen. Heft I: Prof Dr. V. **Haecker.** Die Erblichkeit im Mannestamm und der vaterrechtliche Familienbegriff. Jena 1917. Verlag von G. Fischer. Preis M. 1.—.

Eckstein. Prof. Dr. K., Die Schädlinge im Tier- und Pflanzenreich und ihre Bekämpfung. 3. Aufl. Mit 36 Figuren im Text. Klein-Oktavo, 114 Seiten. (Aus Natur und Geisteswelt, Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen. 18. Bändchen. Leipzig und Berlin 1917, Verlag von B. G. Teubner.)

Gaupp †. weil. Prof. E., August Weismann. Sein Leben und sein Werk. Jena 1917, Verlag von G. Fischer. Preis M. 9.—, geb. M. 11.—

Haeckel. Ernst, Kristallseelen, Studien über das anorganische Leben. Mit einer Tafel in Farbdruck und zahlreichen Abbildungen im Text. 8°. 152 S. Leipzig 1917, Verlag von Alfred Kroner. Preis geh. M. 4.—.

Maurer. Prof. Dr. E., Die Beurteilung biologischen Naturgeschehens und die Bedeutung der vergl. Morphologie. Rede geh. z. Feier der akadem. Preisverteilung in Jena. Jena 1917, Verlag von G. Fischer. Preis M. 1.80.

Molisch. Dr. Hans, Pflanzenphysiologie. Mit 63 Abbildungen im Text. (Aus Natur und Geisteswelt, Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen. 569. Bändchen.) Klein-Oktavo. 102 S. Leipzig-Berlin 1917, Verlag von B. G. Teubner.

Ploetz. Dr. A. in Verbindung mit **Nordenholz.** Dr. A., München, **Plate.** Prof. Dr. L., Jena, **Rüdin.** Prof. Dr. E., München und **Thurnwald.** Dr. R., Berlin. **Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie** einschließlich Rassen- und Gesellschafts-Hygiene. Eine deszendenztheoretische Zeitschrift für die Erforschung des Wesens von Rasse und Gesellschaft und ihres gegenseitigen Verhältnisses, für die biologischen Bedingungen ihrer Erhaltung und Entwicklung, sowie für die grundlegenden Probleme der Entwicklungslehre. Bd. 12, 3./4. Heft. 8°. Leipzig-Berlin 1917, Verlag von B. G. Teubner. **Siemens.** Hermann Wr., z. Zt. in München, Biologische Terminologie und rassenhygienische Propaganda, S. 257. **Sapper.** Prof. Dr. K. in Straßburg i./Els., Die Bedrohung des Bestandes der Naturvölker und die Vernichtung ihrer Eigenart, S. 268. **Graßl.** Medizinalrat Dr., in Kempten i. B., Die vermutlichen Verheiratungsaussichten der deutschen Frauen nach dem Kriege, S. 321. **Lenz.** Dr. Fritz, in Puchheim-Eichenau bei München, Der phylogenetische Haarverlust des Menschen, S. 333. **Lenz.** Dr. Fritz, Die Strafbarkeit der geschlechtl. Ansteckung, S. 337.

Schoenichen. Prof. Dr. W., Praktikum der Insektenkunde. Nach biologisch-ökologischen Gesichtspunkten. 8°. 193 S. Mit 201 Abbildungen im Text. Jena 1918, Verlag von G. Fischer. Preis M. 7.—.

Verworn. Prof. Dr. M., Biologische Richtlinien der staatl. Organisation. Naturwissensch. Anregungen f. d. polit. Neuorientierung Deutschlands. Jena 1917, Verlag von G. Fischer. Preis M. 1.—.

Ylppö. Dr. Arvo, P_H-Tabellen enthaltend ausgerechnet die Wasserstoffexponentwerte, die sich aus gemessenen Millivoltzahlen bei bestimmten Temperaturen ergeben. Gültig für die gesättigte Kalomel-Elektrode. Berlin 1917, Verlag von Julius Springer. Klein-Oktavo. 75 S. Preis M. 3.60.

Zacher. Dr. Friedrich. Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. Systematisches und synonymisches Verzeichnis der im Gebiete des Deutschen Reiches bisher aufgefundenen Orthopteren-Arten (*Dermaptera, Oothecaria, Saltatoria*). Mit einer Verbreitungskarte. Jena 1917, Verlag von Gustav Fischer. 8°. 287 S. Preis brosch. M. 10.—.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Februar 1918** **Nr. 2**
ausgegeben am 28. Februar

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: G. Chr. Hirsch, Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. S. 41.

Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen.

Beiträge zur Arbeitsautonomie und Reizwirkung in tierischen Zellen.

Von **Gottwalt Christian Hirsch.**
z. Zt. im Felde.

(Mit 20 Figuren im Text.)

Inhalt.

Seite
Einleitung 42
I. Prinzipien 44
Die Begriffe (Verkettung und Rhythmus) 44
Die Zelle 45
Die Sekretion (Definition und vier Phasen) 45
Die Methodik 49
II. Rhythmus 49
Astacus 50
Insekten 51
Gastropoden (*Pleurobranchaea*) 54
Hungerperiode 56
Erste Sekretionsperiode 58
Zweite Sekretionsperiode 59

Seite
Hauptzellen des Magens (Hund, Ziege, Schwein) 60
Hungerperiode 62
Erste Sekretionsperiode 66
Zweite Sekretionsperiode 69
Pankreas 72
Hungerperiode 73
Erste Sekretionsperiode 75
Zweite Sekretionsperiode 77
III. Vergleichendes 82
1. Die Verkettung 83
Die Verkettung der Phasen 83
Die Verkettung der Perioden 86
Die Autonomie der Verkettung 89
2. Die Reize 95
Erregende Reize 96
Hemmende Reize 99

Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen offenbart sich zunächst als ein Wechsel von „Arbeit“ und „Ruhe“: solange Reize die Drüse treffen arbeitet sie, später ruht sie[1]).

In diese Zeit der Arbeit ist aber näher einzudringen. Sie besteht zunächst in der Abgabe der fermenthaltigen Granula. Wenn dann eine Drüse viele Stunden lang unter Reizwirkung sezerniert, so muß sie ihren Bestand an Granula notwendig während dieser Zeit auch ersetzen. Es fragt sich also: wie reguliert die Zelle Abgabe und Ersatz?

Zwei Möglichkeiten sind dafür gegeben: Entweder läuft auf Reiz hin das Sekret aus der Drüse wie Wasser aus einer Wasserleitung, die wir langsam auf- und wieder zuschrauben; mit anderen Worten: die Abgabe des Fermentes steigert sich gleichmäßig bis zum Höhepunkt, um dann gleichmäßig bis zum Aufhören des Reizes zu sinken. Dies kann von der Zelle auf zwei Weisen bewerkstelligt werden: entweder arbeiten alle Zellen synchron, und es wird in jeder Zelle an dem einen Ende Sekret gebildet und an dem anderen in demselben Maße abgegeben, bis der Reiz zur Abgabe erlischt und damit auch die Bildung stockt; oder die Drüsenzellen arbeiten nicht synchron, und eine Arbeitsteilung des Organs bewirkt, daß die einen Zellen abscheiden, während die anderen neubilden.

Die zweite Möglichkeit ist: es halten sich in der Zelle bei längerem Reiz Aufbau und Abgabe des Sekretes nicht genau die Wage, und eine Arbeitsteilung besteht nicht. Vielmehr wird von allen Zellen zuerst mehr Sekret abgegeben als aufgebaut, dann mehr aufgebaut als abgegeben, dann mehr abgegeben als aufgebaut u. s. w. Jede Zelle arbeitet wie eine intermittierende Quelle. Wenn nun die Zellen ungefähr synchron arbeiten, dann wäre die

1) Vielleicht bestehende Ausnahmen s. Anm. 122.

Folge, daß sich im Sekret je nach Arbeit der Zelle einmal mehr, dann weniger Ferment findet, daß also das Maß des Fermentes periodisch auf- und niederschwankt.

In dem ersten Falle würden wir von dem Maß des spezifischen Produktes eine Kurve erhalten, die gleichmäßig ansteigt und gleichmäßig abfällt. In dem zweiten Falle würden wir eine Kurve bekommen, die ansteigt, abfällt, ansteigt, abfällt u. s. w., bis die Reize erlöschen und damit die Kurve endgültig absinkt.

Der Beantwortung dieser Frage nach dem Ablauf der Sekretionsarbeit ist diese Veröffentlichung zunächst gewidmet. Die Physiologen sind heute der Ansicht, daß die Verdauungsdrüsen so arbeiten, wie es die „erste Möglichkeit" darstellte. Dagegen konnte ich 1915 nachweisen[2]), daß die Mitteldarmdrüsenzellen der Meeresschnecke *Pleurobranchaea* so sezernieren, wie ich es als „zweite Möglichkeit" eben ausführte. Der Europäische Krieg hindert weitere Experimente; doch fand ich bei Durchsicht der Literatur über Drüsen anderer Tiere eine Menge Tatsachen, die — im Gegensatz zur heutigen theoretischen Ansicht — ein periodisches Schwanken der Fermentkraft während der Verdauungszeit entweder unmittelbar aufzeigen oder durch eine solche erklärt werden. Ich habe jedoch nirgends eine Meinung gefunden, die einen solchen Ablauf der Sekretionsarbeit während der Verdauung vertritt; die Tatsachen sind wohl beschrieben, aber nicht als mehrfache Arbeitsperiodizität erklärt worden.

Ist die Form des Ablaufs festgestellt, dann erhebt sich ein wichtigeres biologisches Problem: welche Bedingungen des Ablaufs liegen in den Zellen selbst und welche Bedingungen in den Reizen, welche die Zellen treffen; welches ist das Machtbereich der Zelle und in welchen Punkten ist sie den Reizen des Organismus untertan? Damit ergeben sich wichtige Beziehungen zur Zellrhythmik, die heute in der Nervenphysiologie und der botanischen Forschung Gegenstand vieler Untersuchungen und Meinungsverschiedenheiten ist. Durch Vergleich der vorliegenden Tatsachen bei verschiedenen Drüsen aus fremden und eigenen Veröffentlichungen ist es möglich, eine neue, wohlbegründete Theorie über den Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen aufzustellen.

Herrn Professor Dr. Valentin Haecker und meinem Freunde Walter Kotte bin ich für eingehende Durchsicht und Kritik der Arbeit vielen Dank schuldig; ebenso Herrn Prof. Dr. H. Driesch und Herrn Prof. Dr. Frischeisen-Köhler für eine liebenswürdige Auskunft.

2) Hirsch, Gottwalt Chr., Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden, I. Teil (makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion). Zool. Jahrb. Abt. Physiologie der Tiere 1915, Band 35, S. 375.

I.

Prinzipien.

In den „Phasen" der Zellteilung wird eine ungeteilte Kette von Geschehnissen in willkürlich unterschiedene Abschnitte zerlegt. Zuletzt bietet jede Zelle das Ursprungsbild, es hat sich also ein geschlossener Kreis von Phasen abgespielt, in welchem die Geschehnisse in einer regelmäßigen **Verkettung** abrollten und zum Ausgangspunkt zurückkehrten. Wir können diesen geschlossenen Kreis mehrerer Phasen als eine Periode bezeichnen und sie der Befruchtungsperiode gegenüberstellen. Die Verkettung und die Zeiten der Phasen in den Teilungs- und Befruchtungsperioden offenbaren den Arbeitsrhythmus der Zelle[3]).

Wie hier die einzelnen Phasen des normalen Teilungs- und Befruchtungsvorganges mit Notwendigkeit aufeinanderfolgen, so folgen auch in dem Arbeitsablauf eines ausgewachsenen Organes die einzelnen Arbeitsphasen in einer bestimmten Verkettung aufeinander (Systole und Diastole kontraktiler Hohlorgane, Aus- und Einatmen)[4]). Ist die Phasenkette zu ihrem Ausgangspunkt zurückgekehrt, so ist eine Periode abgelaufen, auf welche dann eine der drei möglichen Fortsetzungen folgt: eine neue gleiche Periode, eine neue ungleiche Periode oder Stillstand der Arbeit.

Für unsere Darstellung teilen wir die Sekretion der Verdauungsdrüsen in vier Phasen, die in bestimmter Weise geordnet eine ringförmig geschlossene Handlung darstellen, fassen sie zusammen als eine Periode und untersuchen ihre Zeitfolge, d. h. ihren Arbeitsrhythmus.

Eine Arbeitsphase ist also eine Teilarbeit, die wir willkürlich aus der Arbeitsfolge eines Organs herausschneiden.

Eine Arbeitsperiode ist eine Folge von Arbeitsphasen, die sich ringförmig schließt, also zum Ausgangspunkt zurückkehrt.

Die Arbeitsverkettung ist die bestimmte Reihenfolge, in welcher Phasen und Perioden eines normalen physiologischen Geschehens aufeinanderfolgen.

Der Arbeitsrhythmus ist die Einordnung dieser Arbeitskette in die Zeit[5]).

In einer Drüsenzelle sind viele Funktionen vereinigt[6]), von denen Wasserausscheidung und Fermentsekretion getrennte Ar-

3) Über die Bedeutung des „Teilungsrhythmus" für das Zustandekommen von Tierzeichnungen und damit für die Vererbungslehre s. V. Haecker, Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 14, 1915, S. 263.

4) Siehe das vergleichende Kapitel S. 83.

5) Ausführliches über diese vier Begriffe steht im vergleichenden Kapitel S. 84.

6) Über die Einzelarbeit bei der Sekretion siehe die Zusammenfassungen: H. Heidenhain (Plasma u. Zelle, Jena 1907—1911), Noll (Ergebnisse der Physio-

beiten sind[7]). Deswegen kann die Menge des Sekretes nicht zum Maßstab der eigentlichen Sekretionsarbeit gemacht werden, wie es immer wieder geschieht, sondern allein die Fermentstärke im Sekret.

Der sicherste Maßstab für eine Einzelarbeit ist die Messung ihres besonderen Arbeitserzeugnisses: in diesen Fällen des Fermentes im Sekret, dessen Werden zum Teil auch morphologisch an den Granula erkennbar ist. Wir werden also vor allem nach der Fermentstärke im Sekret, in zweiter Linie nach den Beobachtungen im Innern der Zelle ein Bild des Arbeitsrhythmus entwerfen.

Alle Zellen einer Drüse sind zu einer höheren Arbeitseinheit zusammengefaßt: dem Organ. Wir wissen nicht, wieweit die Zellen dieses Organs einheitlich arbeiten (s. S. 91) Bei der Betrachtung einer solchen Arbeit müssen wir daher kombinieren: wir ermitteln den Arbeitsrhythmus aus dem Sekret als Ausdruck des Organs und aus dem morphologischen Bilde als Ausdruck der Zelle.

Die Hauptarbeit einer Drüse ist die **Sekretion**: die Erzeugung eines Überflusses an plasmafremdem Stoff in einer Zelle und sein Transport nach außen[8]) (oder dauernde Ablagerung im Innern).

Mit anderen mir bekannt gewordenen Definitionen kann ich nicht übereinstimmen. Es kann nicht das Bezeichnende einer Drüsenzelle „in der Ausschließlichkeit und Einseitigkeit ihrer Funktion – der Produktion spezifischer Produkte und ihrer Beförderung nach außen" liegen[9]): die Definition aller Gegenstände beruht auf ihrer Funktion, und jedes Charakteristikum auf seiner „Ausschließlichkeit und Einseitigkeit". Aber es wird z. B. Protease nicht ausschließlich im Pankreas gebildet, sondern in jeder Zelle; das Charakteristische für eine Proteasedrüse ist vielmehr der Überschuß der gebildeten Protease, die nach vorausgegangener Speicherung abgegeben wird. — Auch eine andere Definition scheint mir zu eng[10]), wonach „in jeder echten Drüse ein Flüssigkeitsstrom, also Wasser ausgeschieden wird, welches die spezifischen Produkte des Organs in gelöster Form enthält". Zunächst sind Wasserausscheidung und Fermentsekretion nicht immer die gleiche Arbeit, so daß man schwerlich beide in einer Definition zusammenfassen kann; ferner ist nicht Abscheidung allein das Charakteristische, sonst wäre wohl jede Zelle eine Sekretzelle; und zuletzt wird ein Sekret nicht allein im Flüssigkeitsstrom ausgeschieden; sondern

logie Bd. 4, 1905, S. 116), Metzner (Nagels Hdb. d. Physiol. Bd. 8), Gurwitsch (Morphol. u. Biol. d. Zelle, Jena 1904).

7) S. auch S. 61, 75, 76. Über die vermutliche Lokalisation der Wasserabsonderung s. Martin Heidenhain, Plama u. Zelle 1907, S. 348. — Ellenberger u. Scheunert (vgl. Physiol. d. Haus- u. Säugetiere 1910, S. 181) geben für diese strenge Scheidung zwischen Wassersekretion u. Sekretion d. spezifischen Bestandteile noch einen interessanten Beweis: Das Sekret der Drüsen nach völligem Schwunde der Granula ist fermentfrei oder fermentarm, enthält dagegen reichlich Wasser. Also sind beide Sekretionsarbeiten getrennt möglich.

8) Hirsch, Gottwalt Chr., Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 91, 1914, S. 78.

9) Gurwitsch, Morphol. u. Biol. d. Zelle 1914, S. 164.

10) Martin Haidenhain, Plasma u. Zelle 1907, S. 335.

auch durch Abschnürung[11]) oder durch Austritt fester Granula, die sich erst im Lumen lösen[12]). — Wenn wir ferner nur diejenigen Zellen als Drüsenzellen bezeichnen wollen, welche „ihr Sekretmaterial aus morphologisch erkennbaren Formen und zwar meist in Gestalt von Granula hervorgehen lassen“[13]), dann machen wir unsere Definition nicht von der Zellarbeit, sondern von dem Stande unserer jeweiligen Technik abhängig und sehen von den Drüsen mit „innerer“ Sekretion ab.

Ich bin mir der Weite meiner Definition wohl bewußt; so umfaßt sie z. B. die Kohlehydrat- und Fettspeicher des Körpers, die ich als „Speicherdrüsen“ subordinieren würde, weil im Arbeitsablauf kein grundsätzlicher Unterschied gegen die Drüsen *κατ' ἐξοχήν*: die Verdauungsdrüsen, besteht[14]). Begriffe entstehen immer nur an einem kleinen Kreis von Erscheinungen; bei Erweiterung dieses Kreises ist es gut, auch den Begriff mit zu erweitern, um die Ähnlichkeit zu betonen, und neue Begriffe zu subordinieren, um die Unterschiede hervorzuheben[15]).

Die Sekretion der Verdauungsdrüsen zerfällt also zunächst in die beiden Phasen: Erzeugung mit Speicherung des Stoffüberschusses und die Abgabe. Die Erzeugung ist jedoch eine Arbeit, bei welcher der zu erzeugende Stoff eine Reihe von Entwicklungsstufen durchläuft, bis er zum Ausstoßen bereitliegt. Unsere Kenntnisse über diese Stoffabrikation sind auffallend dürftig, so daß wir nur durch morphologische Zellbeobachtungen eine Reihe von Arbeitsstufen beschreiben können. Wir wollen den Aufbau des Sekretes in drei Arbeitsphasen zerlegen:

1. die Aufnahme der Rohstoffe aus dem Blut,
2. die Bildung eines Vorstoffes aus den Rohstoffen,
3. die Bildung der Granula aus den Vorstoffen,

so daß mit der Ausscheidung (die wir zusammen mit der meist

11) Herm. Jordan, Vergl. Physiol. Wirbelloser, I, 1913 S. 659, Anm., S. 407, 409, 603.

12) *Pleurobranchaea* (Hirsch, Gottw. Chr., Jahrb. f. Zoologie, Abt. f. Physiol. d. Tiere Bd. 35, 1915, S. 492), Cladoceren (Jordan, Vergl. Physiologie Bd. I, 1913, S. 407), Giftdrüsen der Schlangen (Pütter, Vergl. Physiol. 1912, S. 307), *Octopus* (Jordan, a. a. O S. 257); s. ferner: Noll, Ergebn. d. Physiol. Bd. 4, 1905, S. 116 (Geotriton-Pankreas, Scyllium-Magen). Bei Säugetieren soll diese Erscheinung nur dann eintreten, wenn Flüssigkeit mangelt (Ellenberger u. Scheunert, Vergl. Physiol. d. Haussäugetiere 1910, S. 170).

13) Noll, a. a. O. S. 87.

14) Will man dieser allzuweiten Definition entgehen, so braucht man zu meinem Satz oben nur hinzuzufügen: der nicht für den Aufbau der Gewebe verwendet wird (Gegenbauer, Stöhr).

15) So ist auch der Begriff Afrika von Karthagos Umgebung auf den Erdteil ausgedehnt worden und die Begriffe Nordafrika, Südafrika u. s. w. sind später subordiniert worden; ebenso wurde erweitert der Kanton Schwyz zur Schweiz, die Prov. Preußen zu Preußen u. s. w. So arbeitet das Volksdenken und die Wissenschaft wird folgen müssen. Viele Definitionsunklarheiten wären so zu schlichten.

vorhergehenden Lösung als eine einzige Arbeitsphase ansehen wollen) allgemein vier Sekretionsphasen zu unterscheiden sind[16]).

1. Phase: Die Fermente sind das Arbeitsprodukt der Zelle, welche sie wahrscheinlich aus niederzusammengesetzten Stoffen aufbaut, die aus dem Blute stammen. Näheres über die Chemie dieser Rohstoffaufnahme ist nicht bekannt[17]). Wir können daher nur negativ sagen: wenn von Bildungen, die offenbar mit der Sekretion in Zusammenhang stehen (Vorstoffe, Granula) nichts vorhanden ist, das Plasma der Zelle also einen „homogenen" Eindruck macht, dann wird sich die Drüsenzelle vielleicht in der ersten Arbeitsphase befinden; ein solcher Fall ist z. B. bei der Giftdrüse der Salamanderlarve beschrieben worden[18]).

2. Phase: Es werden nach Rohstoffaufnahme von den Drüsenzellen sicher erst Vorstoffe gebildet, bevor die Granula als Träger des fertigen Ferments oder Proferments entstehen. Vielleicht ist ein netziges Fadenwerk im Protoplasma, das sich anders färbt als die Granula der Ausdruck eines solchen Vorstoffes[19]). Im Pankreas bildet es eine von den Granula deutlich geschiedene Schicht, deren Verhalten wir unten genauer darlegen werden (S. 72). Ein solches Fadenwerk ist häufig am basalen Zellteile besonders verdickt: die „Basalfilamente" oder „Ergatoplasmafäden", über deren Ursprung und Bedeutung noch keine Einigung besteht. Es gibt gewichtige Stimmen[20]), welche jede Stoffwechselbeziehung zwischen diesen Filamenten und den Granula leugnen und den Filamenten allein eine Rolle bei der Wasseraufnahme zusprechen; zwischen den Granula sollen die Fäden ebenfalls vorhanden, aber schwer darstellbar sein, nach Schwund der Granula dagegen leicht nachzuweisen. Damit ist jedenfalls ihr Erscheinen ein Indikator für das Fehlen der Granula: und das genügt zunächst.

---

16) Spätere Forschung wird innerhalb der drei Phasen weitere Etappen unterscheiden und Unterschiede zwischen den Verdauungsdrüsen verschiedener Tiere wahrnehmen.

17) Dagegen ist die physikalische Frage nach den Bedingungen, durch welche der Stoffaustausch zwischen Blut und Gewebe stattfindet, in den letzten Jahren sehr häufig untersucht; sie liegt aber außerhalb dieser Darstellung und ich verweise auf die Arbeiten von Asher, Botazzi, Macallum, Spiro u. s. w.

18) Gurwitsch, Morph. u. Biologie 1904, S. 182, Abb. 100.

19) Gurwitsch, a. a. O. S. 175. Über Vorstufen des Muzins s. Heidenhain, Plasma und Zelle 1907, S. 361.

20) Z. B. Martin Heidenhain, Plasma und Zelle 1907, S. 391 u. Ellenberger u. Scheunert, Vgl. Physiol. d. Haussäugetiere 1910, S. 170. — Dagegen meint Noll (Ergbn. d. Physiol. Bd. 4, 1905, S. 121), daß „wenn man diese Bildungen ... als Ausdruck irgendeiner einstweilen noch unbekannten chemischen Differenzierung in dem betreffen den Protoplasma betrachtet, so wird man mit dieser Beschränkung auch ihnen eine Beziehung zu den Sekretgranula zusprechen dürfen, wenn ... dem Schwunde der Fäden einer Vermehrung der Granula in der Pankreaszelle entspricht". Eben: „wenn!"

3. Phase. Die aus Vorstoffen aufgebauten Granula nehmen an Menge und Größe in dieser Phase zu und enthalten das Ferment in aktivem oder inaktivem Zustande, was sich dadurch nachweisen läßt, daß in der Zeit größten Granulareichtums auch das meiste Ferment nach Aktivierung aus der Drüse sich ausziehen läßt. In dieser Granulaform wird das Ferment gespeichert. So ruht es, bis die in den Organismus eingeführte Nahrung seine Mobilmachung veranlaßt.

Die 4. Phase stellt recht eigentlich den Sekretionsprozeß dar: die Mobilmachung und Ausstoßung des Sekretes, wofür vor allem das Ausfließen eines Sekretstromes (oder das Auftreten fester Sekrete im Lumen [Anm. 12]) bezeichnend ist, zugleich mit dem allmählichen Schwund der Granula[21]). (Diese Arbeiten haben eine Temperaturerhöhung und stärkere Kohlensäureentwicklung zur Folge.) Die Granula werden gegen das Zellende transportiert und in Vakuolen gelöst, die häufig zusammenfließen.

Diese vier Phasen der Sekretion fassen wir zu einer Periode zusammen. Nach ihrem Ablauf wäre die Sekretzelle granulaleer und hätte damit ihre Arbeit eingestellt; wir würden in solchem Falle es mit einer einperiodischen Sekretarbeit zu tun haben (S. 87). Oder die Zelle kann nach Ablauf dieser Arbeitsperiode in eine zweite gleiche Periode eintreten und das Spiel der Phasen beginnt von neuem: wir sprechen dann von einer vielperiodischen Arbeit der Drüsenzelle und verzeichnen eine bestimmte Verkettung der aufeinanderfolgenden Perioden[22]):

1. Phase 2. Phase 3. Phase 4. Phase | 1. Phase 2. Phase 3. Phase 4. Phase usw.
1. Periode | 2. Periode usw.
Ein Verdauungsabschnitt.

So können wir z. B. in der Mitteldarmdrüse der Gastropoden beobachten, wie zwei Sekretionsperioden während eines Verdauungsabschnittes abrollen[23]). Und eine ähnliche Verkettung der Phasen und Perioden glaube ich auch aus den vorliegenden Beobachtungen der

21) Martin Heidenhain schildert in seinem auch physiologisch wertvollem Werke: Plasma und Zelle 1907, S. 383 „zwei Perioden in der Geschichte der Granula . . ., eine der aufsteigenden Entwicklung und eine der Lösung und des Zerfalls". — Über diese 4. Phase siehe auch die vergleichende und ausführliche Darstellung A. Noll's, Ergebn. d. Physiol. Bd. 4, 1905, S. 115.

22) Ranvier (zit. nach Gurwitsch, Morph. u. Biol. d. Zelle 1904, S. 190) teilt die Drüsen in merocrine, die nur Teile des Zelleibes abscheiden und holocrine, bei welchen die gesamte Zelle mit dem Sekret stirbt. Diese Unterscheidung bezieht sich zunächst nur auf den Modus der Abscheidung, ist aber auch auf die Verkettung der Arbeit anwendbar.

23) Hirsch, Gottw. Chr., Zool. Jahrb., Abt. Physiol. d. Tiere, Bd. 35, 1915, S. 356.

Magen- und Pankreasdrüsen des Hundes u. s. w. herauslesen zu können; bei normaler Sekretion dieser Drüsen findet hier aber eine völlige Entleerung der Granula sehr selten statt.

Schon daraus erhellt, daß in einer Zelle die einzelnen Perioden nicht so genau hintereinander laufen wie dies unser Schema angibt, sondern auch nebeneinander hergehen[24]). Das ist für die Beurteilung des Zellbildes wichtig. Wenn die Zelle z. B. in der vierten Phase sich befindet, so fängt sie bereits mit der ersten Phase der nächsten Periode an. Wir können daher die Phase, in der sich die Zellarbeit befindet, allein am Zellbild nicht erkennen, sondern müssen vor allem das Verhalten des Arbeitsprodukts: des Sekretes, als wertvollsten Gradmesser der Arbeit ansehen (s. S. 94).

Daraus ergeben sich bestimmte Forderungen für die **Methodik** der Untersuchung: die Drüse muß zunächst auf möglichst vielen Arbeitsstufen untersucht werden, die Beschreibung einer einzigen und beliebigen Stufe genügt selbst zu einer oberflächlichen Kenntnis der Arbeit nicht[25]). Zur Beurteilung der Arbeit auf den einzelnen Stufen muß eine Reihe gleichzeitiger Kriterien zu verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme herangezogen werden, die je Auskunft über eine Seite der Zellarbeit geben: mikroskopisches Bild, Fermentgehalt des Extraktes, Fermentgehalt des Sekretes (wie dies in meiner Arbeit 1915 zum erstenmal ausgeführt wurde).

Bei Wirbellosen ist bisher (außer in obiger Untersuchung) nur ein einziges Kriterium auf beliebiger Stufe angewandt; bei Wirbeltieren fehlt es auch noch an Untersuchungen, die möglichst viele Erscheinungsformen der Arbeit gleichzeitig beobachten. So bin ich gezwungen, für die Darstellung des Arbeitsrhythmus aus verschiedenen Arbeiten verschiedene Kriterien, die zu verschiedener Zeit angewandt wurden, zusammenzutragen. Trotzdem hoffe ich, ein ungefähr einheitliches Bild zeichnen zu können, zu dem mir eine Unterlage in der Literatur nicht bekannt ist.

II.

Rhythmus.

Wir schreiten in der Darstellung des Arbeitsrhythmus von weniger bekannten und einfacheren Verhältnissen bei Wirbellosen fort zu zusammengesetzteren bei Säugetieren.

---

24) Auch Ellenberger u. Scheunert (vgl. Physiol. d. Haussäugetiere 1910, S. 169): „In Wirklichkeit sind beide Stadien, das der Bildung und das der Abgabe, nicht scharf voneinander getrennt. Bei manchen dauernd sezernierenden Drüsen [wohl nicht nur bei diesen. H.] finden beide Vorgänge stets nebeneinander in den Zellen statt, wenn auch abwechselnd der eine oder der andere Vorgang überwiegt." Diese Sätze enthalten in nuce bereits meine Anschauung des periodischen Wechsels.

25) Über Stufenuntersuchungen, die bei Wirbellosen bisher nicht angestellt wurden, s. Hirsch, G. C., a. a. O. S. 995.

Astacus.

Die Verkettung der vier Sekretionsphasen ist an mehreren Objekten beobachtet. Ich führe hier zunächst die Entstehung des Sekretes in der Mitteldarmdrüse des Flußkrebses an[26]). Hier entwickeln sich die Sekret- oder Blasenzellen aus sogenannten Anfangszellen, die im Grunde des Drüsentubus liegen.

Die erste Sekretionsphase: die Rohstoffaufnahme, ist durch Versuche mit Injektion von Eisenlösung in die Leibeshöhle nachgewiesen: das Eisen wird aus dem Blut, vermutlich gleichzeitig mit anderen Stoffen, aufgenommen[27]).

Die zweite Sekretionsphase wird wahrscheinlich dadurch histologisch offenbar, daß die Anfangszellen in das Stadium der „Fibrillenzellen" übergehen: diese sind durch besondere Filamente ausgezeichnet, die sich meist in der Mitte der Zelle parallel und längs erstrecken. Vor allem färbt sich in diesem Stadium der Zellkörper mit kernfärbenden Hämatinlösungen (nach Sublimatfixierung) „beinahe ebenso dunkel" wie das Chromatin des Kernes.

Die dritte Sekretionsphase zeigt sich in der Ausbildung feiner Granula. Die blaufärbbare Substanz (Apathy's Dreifachfärbung) verschwindet allmählich und die rotgefärbten Granula werden immer zahlreicher[28]).

Zuletzt lösen sich die Granula in der vierten Phase auf, indem sie „zu rundlichen Gruppen zusammentreten, um welche der Zellkörper je eine helle Blase bildet. Die kleinen Blasen vereinigen sich und es entsteht eine große Blase, welche bereits eine wohlunterscheidbare Membran erhalten hat, gewissermaßen eine intrazelluläre Kutikula, welche die Blase sehr scharf gegen den noch übrig gebliebenen Zellkörper abgrenzt. Die große Blase drängt den Kern, welcher bereits etwas kleiner geworden ist als in der Fibrillenzelle, immer mehr an die Basis der Zelle, buchtet ihn ein und gestaltet ihn kuppenförmig. Zu dieser Zeit ist keine Spur mehr von der stark blaufärbbaren Substanz vorhanden, hingegen sind längs der Zelle, durch die Blase an die Seite gerückt, die kaum färbbaren, glatten, stark lichtbrechenden Fibrillen noch immer gut zu sehen, welche früher die stark färbbare Substanz eingescheidet hatten". Der Akt der Ausstoßung des Sekretes ist sehr merkwürdig: entweder platzen die Blasen und entleeren dadurch

---

26) v. Apathy und Bela Farkas, Naturw. Museumshefte (Siebenbürgischer Museumsverein), 1. Bd., 1.—2. Heft, 1906, S. 130.

27) Cuenot, L., Arch. Biol. T. 13, 1895, S. 245. — Jordan, R., Arch. f. ges. Physiol., Bd. 105, 1904, S. 365. — Zusammenfassung: Jordan, H., Vergl. Physiol. Wirbelloser, Bd. 1, 1913, S. 410.

28) Martin Heidenhain würde diese Erscheinung so erklären, daß durch das Anwachsen der Granula die Fibrillen nicht mehr darstellbar werden.

ihren Inhalt in das Lumen der Drüse oder die reifen Drüsenzellen werden ganz abgeschnürt und sind dann im Darm und Magen nachweisbar. —

Damit wäre zunächst der Sekretionsablauf in Gestalt einer einzigen Periode beendigt. Er muß beendigt sein, wenn die Zellen ganz abgeschnürt werden (einperiodischer Rhythmus); er kann jedoch im Falle der Blasenabschnürung vielleicht in eine zweite Periode mit denselben vier Phasen übergehen (mehrperiodischer Rhythmus). Genaueres wissen wir leider nicht.

Beobachtet ist in diesem Falle also eine typische Sekretionsperiode in vier Phasen, während wir über den weiteren Verlauf des Sekretionsrhythmus keine Nachrichten besitzen.

Insekten.

Im Mitteldarm der Insekten sind solche Sekretionsphasen nicht beobachtet, dagegen ist ein Rhythmus bestimmter aufeinanderfolgender Perioden sehr wahrscheinlich gemacht.

Im allgemeinen ist die Arbeit der Mitteldarmzellen bei Insekten ein Rhythmus, der (abgesehen von anderen Arbeiten) in Perioden von Sekretion und Resorption zerfällt[29]). Haben die Zellen diesen Rhythmus wiederholt durchgemacht, so werden sie zuletzt beim Sekretionsvorgang zugleich mit ihrem Sekret abgeschnürt. — Es gibt aber auch Insekten, bei denen beobachtet wurde, daß offenbar jeder Sekretionsvorgang in einer Loslösung des gesamten Darmepithels besteht: in einem rhythmischen Wechsel von Loslösung verbunden mit Sekretion, und dann Erneuerung des Epithels aus stehengebliebenen Regenerationsherden verbunden mit Resorption. Physiologische, experimentelle Untersuchungen fehlen leider noch in diesen Fällen; es ist nur morphologisch bei vielen Tieren beobachtet, daß eine rhythmische Abstoßung des Epithels wahrscheinlich einen Sekretionsprozeß darstellt.

So ist der Darminhalt der Larven von *Tenebrio molitor* (Mehlwurm) von einer Hülle umgeben, die längsgeschichtet und in eigenartiger Weise gebaut aus einem „Sekret" der Darmzellen mit zahllosen eingeschlossenen Zellresten besteht[30]). Diese Nahrungshülle wird gebildet durch „völlige Zerstörung der als Ganzes abgestoßenen Epithelien, die . . . bei dieser Sekretion zugrunde gehen", worauf von bestimmten Regenerationspunkten aus immer wieder neue Darmzellen gebildet werden. Es wird angenommen, „daß nach Aufnahme von Nahrung der Prozeß der Zell-, Di- und Regeneration

29) Jordan und Steudel, Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1911, S. 272. — Allgem. Darstellung dieses Zellarbeitsrhythmus: Jordan, H., Vergl. Physiol. Wirbelloser 1913, Bd. 1, S. 599.

30) Biedermann, Arch. f. ges. Physiol. 1898, Bd. 72, S. 130.

ungleich lebhafter und energischer erfolgen wird als sonst", weil bei Hungertieren sich klarere Zellbilder im Mitteldarm ergeben als bei gefütterten. In dieser „periodisch sich wiederholenden Desquamation des Epithels" wird eine Sekretionsarbeit erblickt.

Fig. 1.

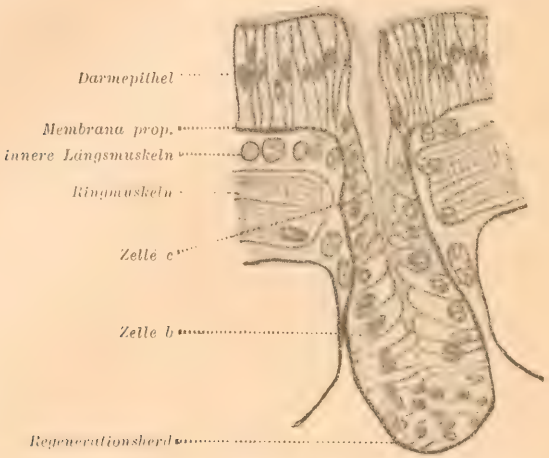
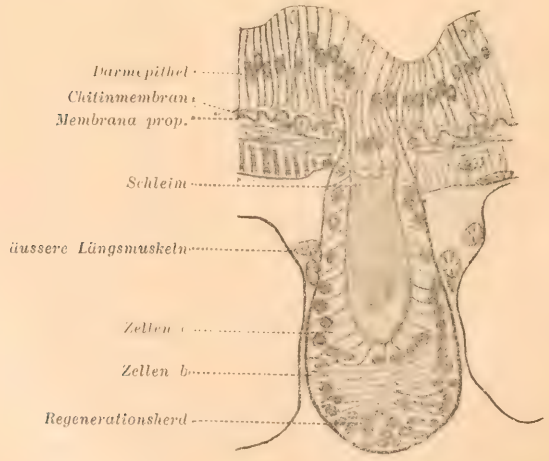


Fig. 1—4 Abstoßung des Mitteldarmepithels von *Hydrophilus piceus*. 1. Stadium (etwas schematisiert nach Rengel).

Fig. 2.



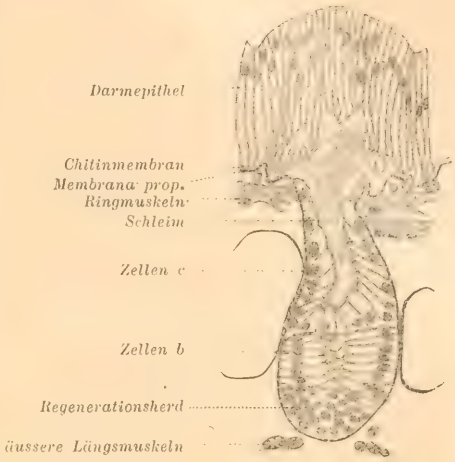
2. Stadium.

Bei *Myrmecophila*[31]) wird sezerniert durch starke Vakuolenbildung im Plasma der Darmzellen unter dem Stäbchensaum und durch Auflösung des Zellkernes, wobei in den Vakuolen ein fein-

31) Schimmer, Fr., Zeitschr. f. wiss. Zool. 1909, Bd. 93, S. 497.

körniger Inhalt bemerkbar ist, der in das Lumen austritt. Dabei büßt das Protoplasma „seine streifige Natur, die es in ruhendem Zustande besitzt, völlig ein", „es ist verschwommen krümelig und namentlich über den Kernen stark alveolär". Auch hier sind Stufenuntersuchungen über das Verhalten des Darmepithels während einer Verdauungszeit nicht angestellt worden; von 25 Individuen befand sich jedoch bei 10 das Darmepithel in völliger Auflösung, bei 8 hatte die Auflösung eben begonnen und war nahezu beendigt, woraus man allerdings auf einen schnellen Wechsel zwischen Zellabstoßung und Zellneubildung raten kann, ohne damit die sekretive Funktion dieses Prozesses zu beweisen.

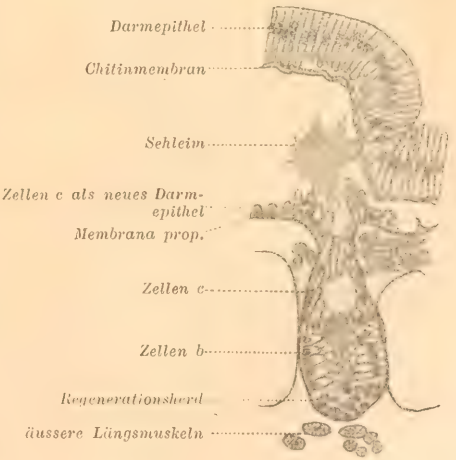
Fig. 3.



3. Stadium.

Einen Schritt weiter gehen die Beobachtungen an *Hydrophilus*[32]), welche einen periodischen und viel komplizierteren Abstoßungsprozeß des Darmepithels beschreiben und als Sekretion deuten. Der Regenerationsherd des Darmepithels ist hier in gesonderten, kleinen Darmdivertikeln gelegen, welche in den meisten Funktionsstadien gegen das Lumen des Darmes geschlossen sind und das Darmepithel nach seiner Abstoßung offenbar sofort ersetzen.

Fig. 4.



4. Stadium.

Erstes Stadium (Fig. 1). Die „Regenerationsdivertikel" sind nach dem Darmlumen zu geöffnet. An der Wand ihres Blindsackes sind drei Arten Zellen zu erkennen: am Boden des Sackes zahlreiche embryonale Zellen mit Karyokinesen: der Regenerationsherd: weiter oberhalb lang-

32) Rengel, C., Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1898, Bd. 63, S. 445.

gestreckte Zellen (b); am Halse des Blindsackes Zellen, welche sich mit Hämatoxylin auffallend färben und auf diesem Stadium unmittelbar in die Darmepithelzellen übergehen (c).

Zweites Stadium (Fig. 2). Die Darmepithelzellen ziehen jetzt über die Öffnung des Divertikels hinüber und sondern an ihrer Basis eine „starke Chitinmembran" ab, welche sich auf die ursprüngliche Membrana propria auflegt. Ferner sondern die Zellen (c) am Hals des Divertikels in das Lumen ein Sekret ab, welches das Lumen fast ausfüllt; es soll mit dem eigentlichen Verdauungssekret nicht identisch sein.

Drittes Stadium (Fig. 3). Die äußeren Längsmuskeln pressen jetzt die Divertikel, welche schon durch die Ringmuskeln gegen das Darmlumen gedrängt wurden, zusammen (das Nähere über diese Mechanik macht R. wahrscheinlich) und bewirken so einen Innendruck im Divertikellumen, der verursacht, daß die Chitinmembran der Darmzellen sich von der Membrana propria abhebt und das Sekret des Divertikels in den neu entstandenen Hohlraum übertritt. So wird allmählich das gesamte Darmepithel abgehoben.

Viertes Stadium (Fig. 4). Zugleich werden die Zellen (c) am Halse des Divertikels herausgehoben und treten an die Stelle der Darmzellen, indem sie sich als ein niedriges Epithel ausbreiten. Die tiefere Lage Zellen bleibt im Divertikel zurück und bildet dort die Halszellen der nächsten Absonderungsperiode.

Dieser Vorgang soll sich „in der Zeit des lebhaften Stoffwechsels, in der Zeit der Fortpflanzung in Abständen von nur 36 Stunden" periodisch wiederholen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich um einen Sekretionsprozeß handelt.

Ich habe diesen Beobachtungen deshalb besonderen Raum gegönnt, weil hier ein Fall vorliegt, in welchem eine periodische Tätigkeit der Darmzellen beobachtet ist; ein Rhythmus von einer Periode Sekretion und einer Periode Resorption spielt sich hier offenbar binnen 36 Stunden in einer Zelle, bezw. in einem Organ ab. Er tritt uns in der Sekretionsperiode durch seine morphologischen Veränderungen besonders entgegen. Aber es fehlt leider noch vieles an einem klareren Bilde des Arbeitsablaufes: vor allem die genaue Scheidung zwischen Resorptions- und Sekretionsperiode und eine Kenntnis der innerhalb jener Perioden verlaufenden Arbeitsphasen[33]).

Gastropoden (*Pleurobranchaea*).

Die Zellen der Mitteldarmdrüse der *Pleurobranchaea*[34]) sind zum Studium des Sekretionsablaufes besonders geeignet, weil das

33) Ich bin eben an solchen Untersuchungen beschäftigt, die sich jedoch durch den Krieg in die Länge ziehen.

34) Hirsch, G. C., Zool. Jahrb. Abt. Phys. d. Tiere, Bd. 35, 1915, S. 440—504.

Ferment an gelbe Granula gebunden ist, deren Werden und Lösung auch ohne Färbung gut zu erkennen sind. Die Drüsen sind mikroskopisch und chemisch stufenweise untersucht worden. Die fermentführenden Granula entstehen in besonderen Zellen der Mitteldarmdrüse in Gestalt feinster dunkler Punkte, die zu Haufen in einem Plasmahof liegen (Fig. 5). Die Anzahl dieser Körner vermehrt sich, der Durchmesser wächst, bis sie schließlich zu einer Morula geballt einen solchen Plasmahof ausfüllen. Bei der Auflösung wird jede Morula oder jedes einzeln liegende Korn von einer Längsvakuole umgeben (Fig. 6); die feine Punktierung der Körner schwindet, wie leuchtende Öltropfen liegen sie in der Vakuole, lösen sich in ihr, so daß dann nur noch die großen Vakuolenblasen in der Zelle übrig bleiben, die dem Gewebe ein siebartiges Aussehen geben. — Es gibt aber noch eine zweite Art der Auflösung: die Morulae treten aus der Zelle heraus; dann lösen sich im Magensaft die einzelnen Sekretkugeln innerhalb des Morulaverbandes zu leuchtenden Blasen, der Verband reißt und die Blasen platzen, ihren Inhalt in den Magensaft ergießend. Wir können also zwischen einer intra- und extrazellulären Lösung der Fermentkugeln unterscheiden.

Fig. 5. Fig. 6.

Pleurobranchaea meckelii, Kleinkernzelle der Mitteldarmdrüse. Fig. 5: Hungerperiode mit allen drei Bildungsstadien des Sekretes. — Fig. 6: Sekretionsperiode mit allen drei Auflösungsstadien des Sekretes. (Entnommen aus Hirsch, Zool. Jahrb. Abt. Phys. Bd. 35, 1915, S. 478.)

Die oben genannten vier Sekretionsphasen zeigen sich an folgenden Erkennungsmerkmalen:

1. Aufnahme von Rohstoffen: Kein unmittelbares Merkmal; mittelbar: Homogenität des Plasmas.

2. Bildung der Vorstoffe: Ein mit Hämatoxylin besonders färbbares verästeltes Gerüst im Plasma wird erkennbar; Vorstoffe?

3. Bildung der Granula: Feinste Körnchen bis dunkelgelbe Körner, oft in Morulaform zusammenliegend.

4. Abscheidung des Fermentes: a) intrazelluläre Lösung der Granula in einer Lösungsvakuole; b) extrazelluläre Lösung im

Magensaft. In beiden Fällen entstehen leuchtende Blasen, die platzen und deren Inhalt ein Ansteigen der Fermentkraft im Magensaft hervorruft.

Nach der Nahrungsaufnahme beginnen die Sekretkörnerzellen auf irgendeinen Reiz der Nahrung hin zu sezernieren; es lassen sich darauf bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme mehrere Sekretionsperioden unterscheiden, welche wieder in jene oben genannten vier Phasen zerfallen. Der Zeitpunkt für die Grenzen der einzelnen Perioden tritt in den Drüsen und im Saft zu recht verschiedener Zeit auf, weil bei Gastropoden die Fermentwirkung im Magen der Fermentmobilmachung in der Drüse immer erst in einem gewissen Abstande folgt (Fig. 7).

Die Hungerperiode. Unter diesem Begriff verstehe ich diejenige Periode, bei der in der dritten Arbeitsphase das Ferment, gebunden an Granula, gespeichert wird; es tritt also die vierte Phase nicht ein, sondern die Drüse „ruht", bis ein von außen sie treffender Reiz die vierte Arbeitsphase auslöst. Das erste ausfließende Sekret ist also nicht während der Verdauungszeit gebildet worden, sondern gehört seiner Entstehung nach zur Hungerperiode.

Fig. 5 und 8 zeigen das typische Bild einer Mitteldarmdrüse des Hungertieres: Viele Granula, z. T. in Form einer Morula geballt, liegen in dem homogenen Plasma eingebettet; teilweise läßt sich ein äußerst feiner, heller Hof um sie erkennen. Die Zelle befindet sich also in der dritten Phase der Hungerperiode.

Trifft nun ein (uns noch unbekannter) Nahrungsreiz das Organ, so setzt die Abscheidung des Sekretes ein: die vierte Phase, die sich in den hellen Höfen des Plasmas, den Lösungsvakuolen offenbart (Fig. 9). Schon bei schwacher Vergrößerung zeigt sich das Gewebe von großen Vakuolenblasen siebartig durchlöchert. Das im Hunger gespeicherte Ferment ist binnen etwa einer halben Stunde hinausbefördert worden.

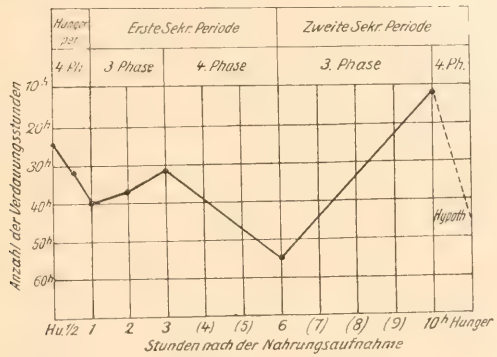
Der Extrakt aus der Mitteldarmdrüse enthält beim Hungertier durch die vielen Granula eine starke Protease (Fig. 7a). — Je mehr Ferment nun aber auf den Reiz der Nahrungsaufnahme hin aus den Zellen entfernt wird, desto mehr sinkt der Fermentgehalt des Drüsenextraktes, bis er eine Stunde nach Nahrungsaufnahme seinen geringsten Wert erreicht hat, zu einer Zeit, in der bereits lebhaft frische Granulazellen gebildet werden.

Der Magensaft des Hungertieres enthält kein Ferment (Fig. 7b); die in ihm enthaltenen Granula, die vermutlich während des Hungerns abgeschieden wurden, sind zerfallen oder zeigen sonst Eigenschaften, die mit der normalen extrazellulären Lösung nichts zu tun haben.

Nach Nahrungsaufnahme dagegen werden viele Granula in

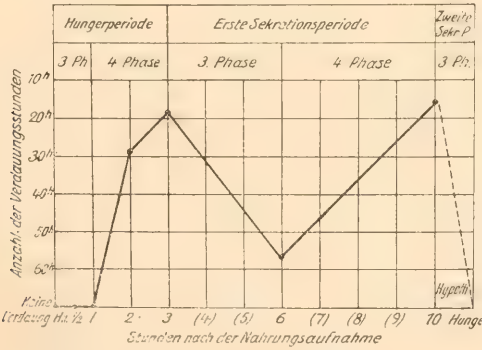
Morulaform in den Magen ausgestoßen, die sich dort langsam, ungefähr binnen 2 Stunden, zu hellen Blasen lösen und platzen. Erst nach ihrer Lösung, also nach 2—3 Stunden, macht sich ein starkes Ansteigen der Fermentkraft im Magensaft bemerkbar, welche nach

Fig. 7a.



Protease im Extrakt der Mitteldarmdrüse von *Pleurobranchaea*.
Periodisches Schwanken der Fermentkraft.
Ordinate: Zeit nach der Nahrungsaufnahme.
Abszisse: Anzahl der Stunden, welche die Protease brauchte, um Karminfibrin bei natürlicher Reaktion zu verdauen (Durchschnitt aus je drei Versuchen); damit ungefähre Angabe der Fermentkraft, die umgekehrt proportional der Stundenanzahl ist (daher stehen die Zahlen an der Abszisse in umgekehrter Reihenfolge als gewöhnlich).

Fig. 7b.



Protease im Magensaft der *Pleurobranchaea*.
Periodisches Schwanken der Fermentkraft. Erklärung wie Fig. 7a.
Nebenbei ist aus beiden Kurven ersichtlich, wie die Fermentwirkung im Magen der Fermentmobilmachung in der Drüse erst in einem Abstand von einigen Stunden folgt.

3 Stunden eine bedeutende Höhe erreicht. Die langsame Lösung der Granula im Magen bringt es mit sich, daß die Wirkung des einst in der Hungerperiode erzeugten Fermentes erst in der 2. und 3. Stunde nach Nahrungsaufnahme bemerkbar wird. Somit

liegt also zwischen dem Ausstoßen eines Granulum und seiner Wirkung ein Zeitraum von 2—3 Stunden, was bei der Beurteilung der Kurve des Magensaftes von Bedeutung ist.

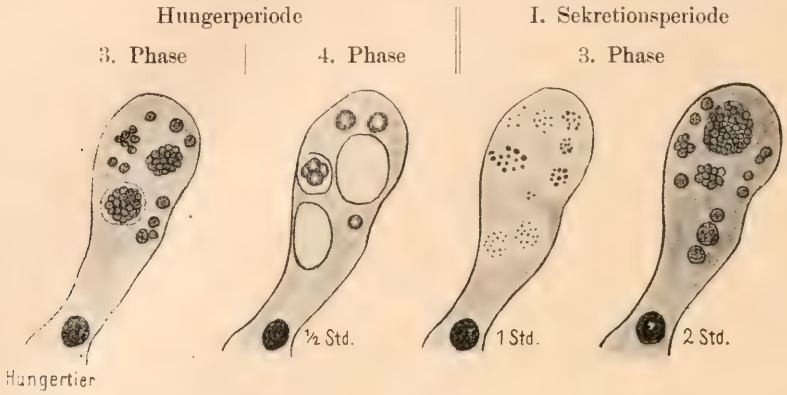


Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11.

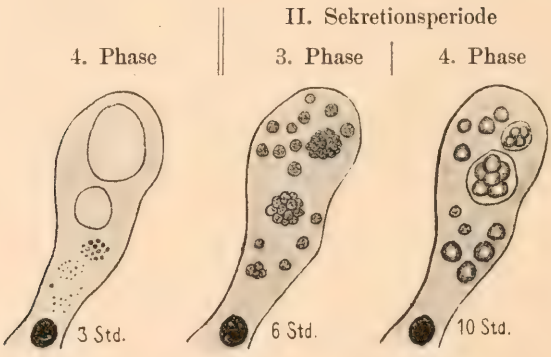


Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Pleurobranchaea meckelii, Kleinkernzelle der Mitteldarmdrüse, Sekretionsablauf innerhalb der Zelle in der Zeit vom Hungertier bis 10 Std. nach Nahrungsaufnahme. (Aus Hirsch, Zool. Jahrb. Abt. Physiol. Bd. 35, S. 482.)

Erste Sekretionsperiode. Als Sekretionsperioden bezeichne ich diejenigen Perioden, deren erste Stadien während des Verdauungsablaufes abrollen, also auf die Hungerperiode folgen, die nun abgelaufen ist.

Ungefähr 1 Stunde nach Nahrungsaufnahme muß in den Zellen ein neuer Sekretschub gebildet werden, soll nicht die Sekretion versiegen; das ist der sichtbare Anfang der 1. Sekretionsperiode.

Bereits $^1/_2$ Stunde nach Nahrungsaufnahme zeigen sich kleine, mit Hämatoxylin färbbare, verästelte Gebilde im Plasma, vielleicht Vorstoffe der Granula. Während die 4. Phase der Hungerperiode überwiegt, arbeitet also die Zelle schon an der 2. Phase der folgen-

den ersten Sekretionsperiode. Nach 1 Stunde (Fig. 10) sind die ersten Bildungsstadien der 3. Arbeitsphase sichtbar: feine Körnchen, oft zusammengedrängt. Nach 2 Stunden (Fig. 11) sind die gelben Fermentkugeln gebildet, zum Teil in Morulaform, Bilder, die denen der Hungertiere gleich sind: damit ist die 3. Phase der ersten Sekretionsperiode beendigt. — Nach 3 Stunden (Fig. 12) werden die Granula ausgestoßen: das Gewebe ist zum Teil siebartig durchlöchert, jede Sekretzelle enthält zahlreiche, große Sekretvakuolen, während intakte Granula nicht mehr sichtbar sind: die 4. Phase überwiegt. Damit ist die 1. Sekretionsperiode in den Zellen abgeschlossen.

Je mehr Granula vollendet werden und sich schließlich nach 3 Stunden lösen, um so höher steigt die Fermentkraft des Extraktes (Fig. 7a) und erreicht nach 3 Stunden den Höhepunkt. Sobald aber alle Granula der ersten Sekretionsperiode aus den Zellen entfernt sind (in der Zeit der 3.—6. Stunde), sinkt die Kraft der Protease wieder (4. Phase). So ist für die Extraktprotease einer einzigen Sekretionsperiode eine Kurve charakteristisch, die einmal hinauf und einmal hinuntergeht. Es wurde hier erstmalig nachgewiesen, daß mehrere solche Perioden in einer Drüsenzelle während der Verdauung stattfinden können.

Die Granula der ersten Sekretionsperiode treten in der 3. Stunde in den Magen über und lösen sich hier, wie gesagt, langsam. Die Fermentkraft des Magensaftes (Fig. 7 b) ist um diese Zeit von der Hungerperiode her noch recht hoch, sinkt dann rasch und steigt nach Lösung der Granula zwischen der 6.—10. Stunde empor; leider habe ich zwischen diesen beiden Zeitpunkten keine Stufenuntersuchungen gemacht. Es scheint jedoch im Magensaft die erste Sekretionsperiode erst nach 10 Stunden beendet zu sein.

Zweite Sekretionsperiode. Bereits nach 3 Stunden zeigen sich in den Drüsenzellen die zahlreichen mit Hämatoxylin gefärbten verästelten Gebilde, die stellenweise wie ein Schwammgitterwerk aussehen, und in der Nähe des Kernes feinste Körnchen: die zweite Sekretionsperiode beginnt (Fig. 12) noch während die Granula der 1. Sekretionsperiode sich lösen. — Nach 6 Stunden finden wir die verästelten Gebilde geschwunden, dafür zahlreiche fertige Granula in den Zellen, oft in Morulaform (Fig. 13) und nach 10 Stunden (Fig. 14) sind diese Granula der zweiten Sekretionsperiode gegen das Lumen zu von einem Lösungshof umgeben, zu Blasen umgewandelt oder ausgestoßen. Damit ist in der Zelle die zweite Sekretionsperiode fast vollendet.

Entsprechend dem Wachstum der Granula steigt die Fermentkraft des Drüsenextraktes (Fig. 7a) in der Zeit von 6—10 Stunden wieder erheblich an. Wenn die Granula in der 10. Stunde zum dritten Male ausgestoßen werden, dann muß auch (nach unseren

bisherigen Erfahrungen) die Kurve der Extraktprotease entsprechend sinken, wenigstens auf jene Höhe wie beim Hungertier. Untersucht ist dieser weitere Kurvenverlauf noch nicht.

Im Magensaft fand ich nach 10 Stunden nochmals frische Granula: die Produkte der 2. Sekretionsperiode; sie werden gelöst, so daß nach 1—3 Tagen keine intakten Granula mehr im Magensaft aufzufinden waren. Die Fermentkraft ist später als nach 10 Stunden noch nicht gemessen. Es ist möglich, daß man noch klare Kurven nach dieser Zeit erhält; es ist aber wahrscheinlicher, daß die Wirkungen der einzelnen Sekretionsperioden sich störend beeinflussen, so daß keine klare Kurve mehr entsteht. — —

Der Rhythmus der Sekretionsarbeit besteht bei *Pleurobranchaea* während einer 10stündigen Verdauungszeit aus der 4. Phase der Hungerperiode und aus zwei darauffolgenden Sekretionsperioden. Einen ähnlichen Verlauf haben die Kurven der drei Verdauungsdrüsen und des Magensaftes der *Murex*, auf deren Darlegung ich hier verzichte, weil noch keine entsprechenden histologischen Stufenuntersuchungen gemacht sind.

In diesen Fällen diente eine *Mactra* als Nahrung, die binnen 1 Minute verschlungen wurde; es ist wahrscheinlich, daß auf mehr Nahrung sich noch mehr Perioden zu einem Rhythmus einen. Auch der Zeitpunkt des Einsetzens der auf die Sekretionsperioden folgenden Hungerperiode ist noch nicht festgestellt. — —

*

Hauptzellen des Magens beim Hunde, der Ziege und dem Schweine.

Der Wechsel des Zellbildes und die Kurve des Fermentgehaltes im Hundemagen sind seit einiger Zeit bekannt. Zuerst wurden die morphologischen Veränderungen nachgewiesen und sind heute in jedem Lehr- und Handbuche der Physiologie nachzulesen[35]); man behauptet ein einmaliges Lösen und Neubilden der Granula während der Verdauungszeit.

Die Änderungen der Fermentkraft im Magensaft stimmen nicht mit dieser Ansicht überein; sie zeigen vielmehr in einer großen Anzahl Versuche (vor allem der Petersburger Schule[36]), daß die Fermentkraft auf die meisten angewandten Erreger hin folgender-

35) Metzner in Nagel's Hdb. d. Physiol., Bd. 2, S. 1004. — Noll, Ergebn. d. Physiol. Bd. 4, 1905, S. 108.

36) Neuerdings sind die zahlreichen Dissertationen der Pawlow'schen Schüler, die in russischer Sprache geschrieben unzugänglich sind, zusammengefaßt in dem Werke: Babkin, Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, Berlin 1913. Es ist als Quelle sehr wertvoll und hier hauptsächlich benutzt, während es durch unklare Anordnung und oberflächliche geistige Verarbeitung leidet.

maßen schwankt[37]) (Fig. 15): anfangs steigt sie stark; sinkt dann ab, um wieder zu steigen; sinkt und steigt meist nochmals, um zum Ende des Verdauungsablaufes endgültig abzusinken. Die Fermentkraft ergibt also eine weit kompliziertere Kurve, als die histologischen Bilder der Granula vermuten lassen. Trotzdem gelingt es, beide Forschungsergebnisse ungefähr zur Deckung zu bringen, wenn man sich die Erfahrungen an *Pleurobranchaea* vergegenwärtigt.

Die Hauptfrage ist: Ist diese komplizierte Kurve der Fermentkraft nur auf bestimmte Reize und Hemmungen zurückzuführen, welche die Zellen treffen, so daß diese entsprechend Ferment abscheiden oder zurückhalten müssen (wie angenommen wird)? Oder ist sie neben der Reizwirkung auch der Ausdruck einer autonomen periodischen Zellarbeit? Diese Frage soll das vergleichende Kapitel lösen; hier folgen zunächst die Tatsachen.

Wir beschränken uns dabei auf die Proteasebildung; Wasserabgabe dagegen nebst Säurebildung der Magenzellen bleiben außerhalb der Darstellung, weil sie einem anderen Arbeitsablauf angehören. Ferner bitte ich zu beachten, daß eine genaue Zeitspanne für die Perioden nicht angegeben werden kann, weil das Tempo der Absonderung — wie gesagt — je nach den Reizen recht verschieden ist[38]).

*

Als Erkennungsmerkmale der vier oben genannten Sekretionsphasen gelten[39]):

1. Aufnahme von Rohstoffen: kein Merkmal.
2. Bildung von Vorstoffen: körnige Trübung des Plasmas im Alkoholpräparat; färbbar in Karmin und Anilinblau.
3. Bildung des Vorferments: hellere Granula ohne Färbbarkeit mit diesen Farbstoffen.
4. Abscheidung des Sekretes: Ansteigen der Fermentkraft im Magensaft; an Stelle der gelösten Granula tritt körniges Plasma.

Den Beweis für die Richtigkeit dieser Merkmale liefert Heidenhain, auf dessen Untersuchungen unsere morphologischen Angaben vor allem fußen[40]). Die Schwierigkeit, aus dem Zellbilde auf die Zellarbeit zu schließen, beruht vor allem darin, daß die Zelle zu keiner Zeit der Verdauung nur an einer einzigen Phase beschäftigt ist; es überwiegt jedoch immer eine Phase, wie uns auch *Pleurobranchaea*

37) Ein Schwanken der Fermentkraft bei Speicheldrüsen ist bisher m. W. nicht beschrieben.

38) Bereits von R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol. Bd. 5, 1, S. 144 betont. — Noll u. Sokoloff, Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1905, lehnen aus denselben Gründen jede Zeitteilung ab; beachtet man jedoch gleichzeitig die Fermentkurven, so kann man ungefähr eine Zeitspanne angeben.

39) R. Heidenhain, a. a. O. S. 146.

40) Außer Noll, a. a. O., und Ergebn. d. Physiol., Bd. 4, 1905.

zeigte, so daß wir wenigstens aus dem Sekret, meist auch aus dem Zellbilde, eine periodische Arbeit schließen können.

*

Diese besteht zunächst in der **Hungerperiode** (Definition S. 56).

1. Die Bildung und Speicherung der Granula (3. Arbeitsphase). Im Hungerzustande ist der Magen leer, sein Schleim zeigt alkalische Reaktion: es wird also nicht sezerniert[41]).

Auch Rudolf Heidenhain[42]) gibt an, daß das Hungertier nicht sezerniere; er zeichnet aber in der Kurve seiner Figur 39 unter 0 Stunden, also beim Hungertier, eine mittelstarke Fermentkraft ein, ohne anzugeben, wie er zu dieser Zahl kommt; seine Untersuchung beginnt natürlich nicht beim Hungertier, d. h. das Tier hungert nicht, „wenn die Mahlzeit auf eine vorangegangene sobald folgte, daß der Blindsack noch in der Absonderung begriffen war". Es müßte demnach auch Heidenhain's Kurve bei 0 Stunden mit 0 Ferment beginnen. Das ist für die nächste Periode zu beachten.

Morphologisch wurde gefunden[43]), daß die Hauptzellen des Fundus und Pylorus hell und groß sind, mit Karmin und Anilinblau nicht färbbar. Die Granula sind ansehnlich und erfüllen die ganze Zelle. „Während des Hungerzustandes wird das eiweißreiche Protoplasma zum großen Teil allmählich in Ferment oder doch in die fermentbildende Substanz umgesetzt. In dem Maße als das geschieht, werden die Zellen heller und verlieren ihre Färbbarkeit"[44]). —

2. Die Abscheidung des Fermentes (4. Arbeitsphase). Zwei Reize lösen bekanntlich die Abscheidung des Sekretes innerhalb der ersten Verdauungsstunde aus: der psychisch-nervöse Reiz, empfangen durch die aus der Ferne erregten Sinnesorgane Auge und Ohr, geleitet durch die Großhirnrinde, assoziiert mit eingefahrenen, erworbenen Vorstellungen; zweitens der nervöse Reiz des im Munde bewegten und durch den Oesophagus geschobenen Nahrungsbrockens, ohne Beteiligung der Großhirnrinde, eine ererbte Reizbahn. Binnen der ersten Verdauungsstunde tritt sicher noch ein dritter Reiz hinzu: der chemische vom Pylorus aus[45]), hervorgerufen wohl vor allem durch Extraktivstoffe des Fleisches und durch Eiweißabbauprodukte.

Die Wirkung dieser drei Reize auf die Magendrüsen läßt sich zunächst morphologisch nachweisen; sie besteht — wie bei viel-

41) Babkin, Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, 1913, S. 95.

42) R. Heidenhain, a. a. O., Hermann's Hdb. d. Physiol., Bd. 5,1, S. 157.

43) R. Heidenhain, a. a. O., S. 143, 145, 146. — Noll u. Sokoloff, Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1915, wo die weitere Literatur angegeben ist.

44) R. Heidenhain, a. a. O., S. 146.

45) Das Nähere dieser oft noch strittigen Fragen nach den Wegen der Reize soll uns hier nicht interessieren, wo es sich vor allem um die Periodizität der Zellarbeit handelt und um die Frage, durch was sie bewirkt wird; da können wir beobachtete Reizwirkungen innerhalb eines Zeitabschnittes als gegeben hinnehmen.

leicht allen Reizen — in einem Abbau[46]) der gespeicherten Substanz: der Granula. R. Heidenhain faßt die ersten 6 Verdauungsstunden als einen einzigen Abschnitt zusammen; man kann jedoch auf Grund seiner eigenen Beobachtungen auf einfache Weise hier genauer teilen. Er gibt an, daß die körnige Trübung des Plasmas, also die Bildung der Vorstoffe (unsere 2. Arbeitsphase) bereits nach 2—4 Stunden auf voller Höhe stehe. Zwischen der oben geschilderten 3. Phase der Hungerperiode und dieser 2. Phase muß sich aber notwendig eine 4. Phase der Hungerperiode und eine 1. Phase der ersten Sekretionsperiode einschieben, denn auf eine 3. Phase kann keine 2. unmittelbar folgen; daß eine solche 4. Phase der Hungerperiode einsetzt, werden wir aus dem starken Fermentgehalt des Sekretes sehen. Wenn wir also in der zweiten bis vierten Verdauungstunde eine überwiegende Bildung der Vorstoffe beobachten, so kann dies nur geschehen, wenn vorher der Platz für diese Vorstoffe geräumt wurde. Deutlich soll allerdings der Granulaschwund in den ersten Verdauungsstunden nicht sein[47]). Sollte sich diese Beobachtung weiter bestätigen, was mir wahrscheinlich ist, dann wäre angesichts der bedeutenden abgeschiedenen Fermentmenge nur die Erklärung möglich, daß zu dieser Stunde ebensoviele Granula an der Basis der Zelle gebildet werden, wie am Zellende gelöst wurden.

R. Heidenhain schreibt[48]): „Bei Anfüllung des Magens beginnt nun die sekretorische Tätigkeit desselben [bereits früher auf Grund der nervösen Reize][49]), bei welcher zwei zueinander in engster Beziehung stehende Prozesse Hand in Hand gehen: die Umwandlung der pepsinogenen Substanz in Pepsin und die Ausscheidung des letzteren einerseits [4. Phase] — die Aufnahme neuer Albuminate und damit einhergehende Vermehrung der Protoplasmas zum Zwecke neuer Fermentbildung andererseits [1. u. 2. Phase]. Das Aussehen der Zelle ist durch das Verhältnis beider Prozesse zueinander bestimmt, insofern als das Volumen der Zelle von dem Verhältnis der Aufnahme zur Abgabe abhängt [?], der Grad ihrer Trübung von ihrem Reichtum von noch nicht umgesetzten Albuminaten (an Protoplasma)." Die Vergrößerung des Volumens ist später nicht mehr beobachtet[47]); das Zellvolumen erscheint mir auch kein Kriterium für die eigentliche in Frage stehende Zellarbeit: für die Fermentbereitung, zu sein, weil es vor allem vom Wassergehalt der Zelle, also von einer anderen Arbeit abhängt. Deshalb ist auch der Heidenhain'sche Schluß unrichtig, daß die Vergrößerung der Zelle beim Beginn der Absonderung ein Zeichen für das Überwiegen der Aufnahme über die Abgabe sein soll. Vielmehr ist zu bedenken, daß in der nächsten Periode nach morphologischem und chemischen Urteil die Aufnahme über die Abgabe überwiegt; da nun gleichzeitig in der nächsten Periode die Abgabe erheblich sinkt, so ist sie wahrscheinlich in dieser Hungerperiode zum Schluß mindestens gleich der Aufnahme, wenn nicht größer, sofern die Aufnahme sich gleich bleibt.

46) Verworn, Erregung und Lähmung, Jena 1914, S 81.

47) Noll u. Sokoloff, Arch. f. [Anat. u.] Physiol., 1905, S. 121. Die Proben der Magendrüsen wurden Hunden mit Magenfistel auf 3 Verdauungsstufen entnommen, leider ohne Bestimmung der Fermentkraft.

48) a. a. O., S. 146.

49) Das in [] stehende ist Einfügung von mir.

Die Sekretion beginnt, nach Ausschaltung der psychisch-nervösen Reizbahn 6—8 Minuten nach Nahrungsaufnahme. Das Sekret, welches in dieser 4. Phase der Hungerperiode ausgeschieden wird, besitzt eine sehr gute Fermentkraft (Fig. 15) auf alle drei untersuchten Erreger hin: Fleisch, Milch und Brot[50]). R. Heidenhain gibt zwar in seiner Kurve[51]) ein Absinken der Fermentkraft an, was jedoch nach seinen eigenen Angaben nicht möglich ist, wenn das Tier vorher hungerte (vgl. S. 62).

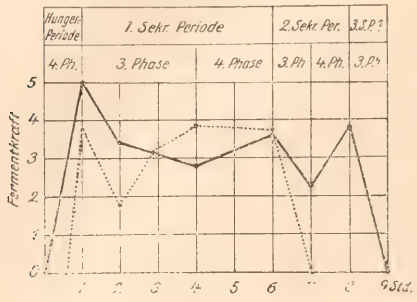


Fig. 15. 2 Kurven der Fermentkraft im Magensaft des Hundes während einer Verdauungszeit (von mir konstruiert nach Zahlenangaben von Chishin und Lobassow, aus Babkin, a. a. O.).

—— Nach normalem Fleischgenuß von 200 g Fleisch; Sekretion aus dem isolierten kleinen Magen.

Nach Hineinlegen von 130 g Fleisch in den Magen; Sekretion aus dem isolierten kleinen Magen (chemischer Reiz vom Pylorus aus).

Das in dieser Periode ausgeschiedene Sekret ist, wie oben dargelegt, auf drei Reizbahnen erregt worden. Die einzelnen Reize sind auch isoliert worden und das auf jeden Reiz abgeschiedene Sekret wurde untersucht: dies führte zu folgender Aufklärung[52]) (Fig. 16): die Latenzzeit beider nervöser Reize beträgt 5—6 Minuten, also ähnlich der bei normaler Nahrungsaufnahme; die Latenzzeit auf chemischen Reiz vom Pylorus aus dagegen 30 Minuten; daraus folgt, daß die Auslösung der normalen Fermentabgabe innerhalb der ersten halben Stunde nur auf beide nervöse Reize zurückgeführt werden kann, aber auch innerhalb der zweiten halben Stunde müssen die beiden nervösen Reize noch nachklingen, denn die normale Fermentkraft ist höher als die allein auf chemischem Pylorusreize hervorgebrachte. Besonders beachtenswert scheint es mir: die Höhe der Fermentkraft auf normalen Fleischgenuß bildet genau die Mitte zwischen den auf die drei isolierten Reize hin erhaltenen Werte. Daraus ergibt sich, daß die Auslösung der Fermentabgabe wesentlich von den beiden nervösen Reizen, die Menge des abgegebenen Fermentes in diesem Falle dagegen von allen drei Reizbahnen abhängt, da die gesamte gespeicherte Fermentmenge zur Verfügung steht.

Über den Verlauf der Fermentkurve innerhalb der 4. Phase der Hungerperiode erhalten wir ferner durch die zwei isolierten ner-

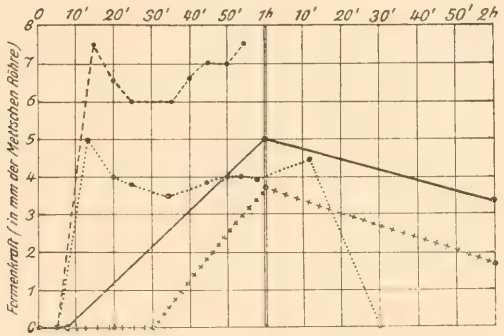
50) Babkin, Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, 1913, S. 96.

51) Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiologie, 5,1, S. 157. Vgl. die Widerlegung auf der vorigen Seite dieser Arbeit.

52) Babkin, a. a. O., S. 105 u. 110.

vösen Reizungen einen interessanten Aufschluß (Fig. 16, und). Während der ersten Stunde schwankt die Fermentkraft auf beide nervöse Reize hin parallel: sie ist in der zehnten Minute am größten, sinkt bis zur dreißigsten Minute und steigt bis zum Ende der ersten Stunde. Was dann aus der Fermentkraft auf den nervösen Reiz hin wird, gibt Babkin nicht an; auf psychisch-nervösen Reiz hin hört jedenfalls nach 1 Stunde 20 Minuten die Sekretion auf, also sinkt die Fermentkraft auf 0. Dies parallele Schwanken muß einen

Fig. 16.



4 Kurven der Fermentkraft im Magensaft des Hundes binnen 2 Stunden nach Nahrungsaufnahme (von mir konstruiert nach Zahlenangaben von Chishin, Sanozki, Ketscher und Lobassow, aus Babkin a. a. O.).

—— Nach normalem Genuß von 200 g Fleisch; Sekretion aus dem isolierten kleinen Magen.

Nach 5 Minuten langer Reizung durch den Anblick und Geruch von Fleisch (psychisch-nervöse Bahn).

---- Nach 15 Minuten langem nervösem Reiz vom Mund aus bei einem ösophagotomierten Hunde.

+++ Nach Hineinlegen von 130 g Fleisch in den Magen: Sekretion aus dem isolierten kleinen Magen (chemischer Reiz).

Grund haben; es ist entweder auf den inneren Zellarbeitsrhythmus zurückzuführen oder darauf, daß beide Reize nervöse Reize sind, also auf die spezifische Eigenschaft eines nervösen Reizes; ein Vergleich mit einem chemischen Reiz ist noch nicht möglich, da in keinem solchen Falle Stufenuntersuchungen in 10 Minuten Abstand angestellt wurden. Beachtenswert erscheint mir: beide nervöse Reize wirkten auf die Drüse nur 6–15 Minuten, der zweite Aufstieg der Fermentkraft geschieht aber erst nach 30 Minuten —: es müßte also, nach der zweiten Erklärung, eine Reizsteigerung im Nerv zu einer Zeit auftreten, in der kein Reiz mehr den Nerven trifft. Somit möchte ich folgern, daß diese Schwankungen ihre Ursache nicht im Reize, sondern vielleicht in dem inneren Zellarbeitsrhythmus haben; doch sind sie noch nicht häufig und exakt genug untersucht worden, um Schlüsse auf eine Periodizität zu dieser Zeit

ziehen zu können; ich nehme daher diese Beobachtungen nicht in mein „periodisches System“ auf.

*

Erste Sekretionsperiode. Als Sekretionsperioden bezeichne ich wiederum diejenigen Perioden, deren Anfang während der Verdauungszeit liegt (S. 58).

1. Das Vorwiegen der Bildung der Vorstoffe (1.—3. Arbeitsphase, c. 2.—4. Stunde). Die Wirkung der beiden nervösen Reize ist im isolierten Versuch nach 1—$1^1/_2$ Stunden abgelaufen (Fig. 16); es ist also anzunehmen, daß zur Zeit dieser ersten Sekretionsperiode ausschließlich die chemischen Reize vom Pylorus her einwirken, welche im isolierten Versuch eine langandauernde und fermentreiche Sekretion hervorrufen (Fig. 15)[53]).

Über das Zellbild in dieser Zeit schreibt R. Heidenhain[54]): „nach reichlichster Fleischnahrung tritt die Trübung der Hauptzellen bereits nach 2 Stunden ein, nach 4 Stunden sah ich sie sowohl bei Fütterung mit Fleisch als auch bei Darreichung von Brot und Kartoffeln auf voller Höhe.“ Diese Trübung ist das Merkmal starker Speicherung der Vorstoffe, die zu Ferment verarbeitet werden (Heidenhain); also befindet sich die Zelle in einem Abschnitt, in welchem neue Fermente für eine neue Periode gebildet werden; wahrscheinlich hat die Rohstoffaufnahme gleich in der ersten Stunde eingesetzt.

Damit stimmt das Verhalten der Fermentkraft überein. Schon früher beobachtete man ein starkes Absinken der Fermentkraft innerhalb der zweiten Verdauungsstunde[54]); die Petersburger Schule hat diese Beobachtungen an sehr vielen Versuchen bestätigt, ohne ihr Gewicht beizulegen[55]). Beistehende Kurven (Fig. 15) zeigen, daß auf normalen Fleischgenuß und bei Hineinlegen von Fleisch in den Pylorusteil des Magens die Fermentkraft des isolierten Fundussekrets innerhalb der zweiten Stunde herabsinkt. Und dieselbe Erscheinung zeigte sich bei Hineinlegen von Gelatine, Hühnereiweiß, Fleisch mit Butter, Milch, Sahne; ferner im Safte des isolierten Fundusteiles nach dem Fressen von Eigelb, Eiweiß, Vollmilch, abgesahnte Milch, Sahne, saure Sahne, geronnene Milch, Quark, Fett und Magerkäse, jegliche Art Fleisch, Wurst und Fett, Weißbrot und Kartoffeln, Hirse, Buchweizen und Reis: im ganzen in 65 Untersuchungen. — Auch bei der Ziege wurde ein starker Abfall der Fermentkraft innerhalb der 3.—4. Stunde wahrgenommen (Fig. 17), nach Genuß von Heu, Brot und Rüben[56]).

53) R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol., 5,1, S. 144.

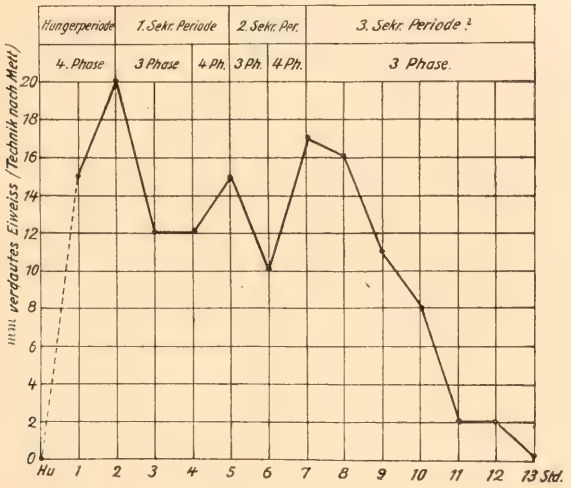
54) R. Heidenhain, a. a. O., S. 157.

55) Babkin, Äußere Sekretion, 1913, S. 96, 127, 129, 130, 153, 156, 202, 203, 204, 206, 208, 211. — Pawlow, Nagel's Hdb. d. Physiol., Bd. 2, 1906, S. 705.

56) Großer, Ztrbl. f. Physiol., Bd. 19, 1905, S. 266.

Wie ist dieser Fermentabfall zu erklären? Babkin [57]) führt ihn auf die hemmende Wirkung des Fettes zurück, das vom Duodenum in der Tat imstande ist, die Fermentkraft herabzusetzen: Fleisch mit Butter veranlaßt ein zeitlich längeres Absinken der Kurve als Fleisch allein [58]). Doch ist Babkin's Ansicht irrig, denn die Kurve sinkt bei normalem Genuß fettfreien Weißbrotes oder Kartoffeln, oder bei Hineinlegen der Gelatine oder des Hühnereiweiß in den großen Magen genau so wie auf fetthaltige Speisen.

Fig. 17.



Kurve der Pepsin-Menge im Magen einer Ziege (Pawlow's „kleiner" Magen) gemessen an der Menge des verdauten Eiweiß. Zusammengestellt nach den Zahlenangaben von Grosser, Zentralbl. f. Physiologie Bd. 19, 1905, S. 266. Über die Zeit vor der Fütterung werden keine Angaben gemacht; die gestrichelte Linie ist also Annahme.

Es ist angesichts der vielen Versuche mit den verschiedensten Nahrungsmitteln nicht möglich, den Fermentabfall auf einen heute bekannten Reiz zurückzuführen. — Bleibt als zweite Erklärungsmöglichkeit: die nervösen Reize haben aufgehört, was den Abfall des Fermentgehaltes bedingt. Auch diese Erklärung stimmt nicht, denn bei chemischem, dauerndem und isoliert arbeitendem Reiz vom Pylorus aus, der so stark ist, daß er isoliert in der dritten und vierten Verdauungsstunde eine höhere Fermentkraft hervorruft, als der normale Fleischgenuß, sinkt die Fermentkraft ebenfalls (Fig. 15). Auch setzt dieser Reiz sicher bereits nach einer Stunde ein. — Bleibt als dritte Erklärungsmöglichkeit: vielleicht auf dem Wege des chemi-

57) Babkin, a. a. O., S. 170.
58) Babkin, a. a. O., S. 156.

schen Reizes oder sonst findet eine bei jeder Nahrungsaufnahme wiederkehrende Hemmung statt. Da uns das Wesen und der Weg des chemischen Magenreizes ziemlich unbekannt ist, das Wesen einer solchen Hemmung aber völlig fremd, so würden wir bei dieser Erklärung eine Hypothese mit einer Hypothese stützen. — Bleibt als weitere Möglichkeit: der Fermentabfall beruht auf der notwendigen Phasenfolge der Drüsenarbeit: die Hauptmenge der Fermente ist in Gestalt gelöster Granula hinausgeworfen, es werden jetzt vor allem die Vorstoffe des Fermentes neu gebildet und deswegen kann nur wenig Ferment ausgeschieden werden. Trotz der starken Reize vom Pylorus her wird die Fermentkraft nicht mehr auf der alten Höhe gehalten, weil vor allem neues Ferment gebildet wird (vgl. die Zusammenfassung S. 92).

2. Das Vorwiegen der Abscheidung des Fermentes (4. Arbeitsphase, c. 5.—6. Stunde). Die Reize dieser Phase sind nach unserer Kenntnis ausschließlich die chemischen vom Pylorus aus, die im isolierten Versuch beim Hunde eine Sekretion von 6—7 Stunden hervorriefen (Fig. 15). Je länger aber die Verdauung anhält, um so unklarer wird das Bild der Reize und Hemmungen, desto mehr muß die Vermutung bestehen, daß hier vielleicht noch andere Reize aufgefunden werden.

Die Fermentkraft steigt in dieser Zeit bei weitaus den meisten Untersuchungen: das charakterisiert die 4. Phase und das Ende der ersten Sekretionsperiode. Die Verdauungsstunde allerdings, in der die Fermentkraft von neuem steigt, ist bei den einzelnen Nahrungsmitteln verschieden und wird durch Fett hinausgeschoben; Fett bestimmt also die Zeit der zweiten Absonderung, hat aber auf die Folge der Phasen und Perioden jedenfalls keinen Einfluß. — Der zweite Anstieg tritt in allen den 65 Fällen ein, bei denen oben der erste Anstieg in der ersten Sekretionsperiode geschildert wurde, außer auf normalem Genuß von Hirsebrei, Buchweizen und Reis, bei denen die Fermentkraft weiter sinkt. Es ist anzunehmen, daß diese drei Nahrungsmittel einen so schwachen Reiz auf den Magen ausüben, daß keine zweite Abscheidung erfolgt; ihre Kohlehydratnatur ist jedenfalls kein Grund des weiteren Absinkens, denn Weißbrot und Kartoffeln verhalten sich wie die anderen 59 Versuche. Auch die Fermentkraft der Ziege zeigt einen zweiten Anstieg innerhalb der fünften Stunde (Fig. 17).

Es wurde früher dasselbe erneute Ansteigen in der dritten bis fünften Verdauungsstunde beobachtet und daraus geschlossen, „daß die Menge des freien Pepsins sich auf Kosten der pepsinogenen Substanz vermehrt hat“ [59]). Leider wurden morphologisch für

59) R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol. 5,1, S. 158.

ein solches Ansteigen keine Begleiterscheinungen beobachtet. Es sollen in der 1.–6. Stunde die Hauptzellen stets mäßig getrübt sein, woraus ich schließe, daß die Fermentaufbauarbeiten in dieser Zeit dem Fermentausstoßen die Wage halten, so daß kein klares Zellbild entstehen kann. Ähnlich sprechen sich neuere Untersucher aus[60]), die ja überhaupt deutlichen Veränderungen im Zellbilde in den ersten 10 Stunden sehr skeptisch gegenüberstehen; es wird behauptet, daß im Gegensatz zu anderen Wirbeltieren die Veränderungen der Granula in den Hundehauptzellen nur darin bestehen, daß die Granula während der Verdauungszeit kleiner werden, aber selten ganz schwinden; auf bestimmte Zeiträume dies Schwinden festzulegen, wird (nach 6 Untersuchungen in der Zeit von 5, 7 und 10 Stunden) ausdrücklich abgelehnt. (Vgl. die Erklärung dieser Tatsache S. 94.)

*

Zweite Sekretionsperiode: erneute Bildung und erneute Ausscheidung.

Über die Reize in dieser Periode läßt sich wenig sagen; es bleiben vielleicht nur die allmählich abklingenden Pylorusreize und schwache Duodenalreize übrig, gegen welche die Hemmungen vom Duodenum aus arbeiten. Je länger die Verdauung andauert, um so unklarer sind uns diese Verhältnisse.

Dies zeigt sich auch morphologisch. Es würden die beiden letzten Perioden im Sinne R. Heidenhain's (6.—20. Stunde) etwa dieser Zeit entsprechen. Die Hauptzellen des Fundus zeigen eine teilweise Trübung (Bildung neuer Vorstoffe), während die Pyloruszellen hell oder nur sehr schwach körnig sind (Bildung des Ferments aus Vorstoffen). Dann hellen die Funduszellen auf, während sich die Pyloruszellen trüben, bis auch sie heller werden; so nähern sich beide Zellformen allmählich dem Hungerzustand. — „In späteren Sekretionsstadien" sollen die Hauptzellen des Hundes eine stärker färbbare protoplasmatische Schicht am basalen Ende zeigen[60]), so daß man annimmt, „daß auch basal Granula liegen, aber daneben mehr Protoplasma als in der ruhenden Zelle vorhanden ist"[61]). Am frischen Präparat zeigte sich jedoch das nicht.

Die Kurve der Fermentkraft ist in dieser Zeit auf die verschiedenen Nahrungsmittel hin nicht mehr einheitlich gerichtet. In weitaus den meisten Fällen sinkt die Kurve langsam stetig bis auf 0. Die zweite Sekretionsperiode wird also nicht vollendet, wohl aber begonnen und geht in die Hungerperiode über. Nur in wenigen Untersuchungen von den obengenannten 69 steigt die Kurve nach diesem Absinken um die 7. Stunde nochmals

60) Noll u. Sokoloff, Arch. f. [Anat. u.] Physiol., 1915, S. 112.
61) Noll u. Sokoloff, a. a. O., S. 115.

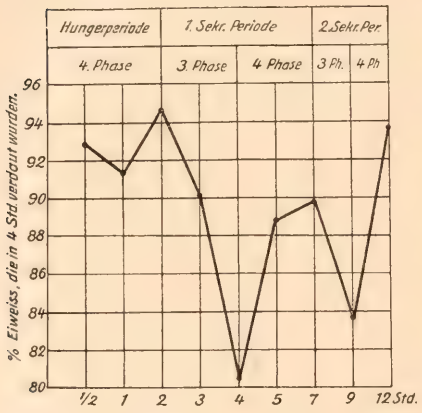
an[62]), so daß wir noch eine ausgesprochene Periode mit Abfall und Ansteigen der Fermentkraft beobachten (Fig. 15 u. 17). —

In diesen wenigen Fällen müßte nach Ablauf dieser zweiten Sekretionsperiode noch eine dritte angenommen werden, in welcher die Kurve bis zum Nullpunkt des Hungertieres absinkt und die Bildungsphasen der Sekretionsarbeit in den Zellen nun dauernd überwiegen; die Reize der Nahrung schwinden allmählich, so daß die gebildeten Granula nicht mehr ausgestoßen werden. So geht die zweite oder dritte Sekretionsperiode über in die Hungerperiode der nächsten Verdauungszeit.

*

Diese Theorie des Zellarbeitsablaufes wird bestätigt durch die Beobachtungen an Glyzerinextrakten des Schweinemagens[63]). Die Tiere hungerten 36 Stunden, bekamen eine Hafermahlzeit und wurden zu verschiedenen Zeiten danach geschlachtet, wonach das Pepsin im Extrakt der Magenschleimhaut nach Zusatz von Salzsäure geprüft wurde. Für den Fundus ergaben sich je nach den Zeiten recht verschiedene Ergebnisse, die nach dem Prozentsatz des verdauten Eiweißes gemäß den Zahlen der Autoren von mir zu einer Kurve zusammengestellt sind (Fig. 18): danach steigt der Fermentgehalt (mit einer geringen Schwankung) bis zur 2. Stunde, fällt bis zur 4., steigt bis zur 7., fällt nochmals bis zur 9. und steigt wieder bis zur 12. Stunde. Leider ist der Fermentgehalt beim Hungertier nicht angegeben.

Fig. 18.



Kurve der Protease im Glyzerinextrakt der Fundusschleimhaut des Schweines. Verschiedene Stunden nach einer Hafermahlzeit (konstruiert nach den Zahlen von Bengen und Haane).

Die beiden Autoren erklären den ersten Abfall der Kurve ganz recht damit, daß die Zellen an Ferment ärmer werden, stehen aber vor dem zweiten Abfall und dem davorliegenden zweiten Anstieg ratlos: „Das in den Drüsenzellen aufgespeicherte Sekretmaterial reicht für die ersten drei bis vier Stunden aus, und dies um so mehr, als die Drüsen fortwährend neues Sekretmaterial produzieren. Später aber müssen die Drüsen fermentärmer werden (s. 4. u. 5. Verdauungsstunde). Die Tatsache, daß in der 5.—7. Verdauungsstunde wieder eine Steigerung der verdauenden Kraft des Fundusextraktes eintritt, die in der Zeit von der 7.—9. Stunde wieder verschwindet,

62) Nur auf Brot, Fleisch (Babkin, S. 96 u. 153), Milch (S. 99) und Sahne S. 158).

63) Bengen u. Haane, Arch. f. Physiol., 1905, Bd. 106, S. 267.

ist schwer zu erklären. Hier spielen offenbar noch unbekannte Faktoren (die Art der Magenentleerung u. dgl.) mit, vielleicht auch die Aufsaugung der verdauten Nährstoffe, wodurch vermittelst des Blutes den Drüsen neues Material für die Bildung der Sekretstoffe zugeführt wird." Selbstverständlich wird die Bildung neuen Sekretes nur durch das Vorhandensein von Rohstoffen im Blut ermöglicht; es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß das periodische Schwanken in der Fermentbildung abhängt vom Reichtum oder der Armut des Blutes an Rohstoffen. Vielmehr ist es wahrscheinlicher, daß das zum Magen strömende Blut auch an jenen Rohstoffen ebenso konstant ist, wie nachweislich an anderen Stoffen. Warum sollte auch der Gehalt des Blutes bei verschiedenen Tieren in so auffallend gleichem Rhythmus schwanken?

Ich halte folgendes für die gegebene Erklärung: die im Hunger gespeicherten Granula werden in den ersten 2 Verdauungstunden verbraucht, dann setzt in der 3. und 4. Stunde die erste Sekretionsperiode ein, in welcher zunächst die Neubildung der Granula überwiegt, in der 5.—7. Stunde dann die Ausscheidung. Darauf beginnt die zweite Sekretionsperiode, bei der ebenfalls eine Bildungs- von einer Absonderungsphase zu unterscheiden ist.

*

Zusammenfassung. Soweit sich bisher aus dem Sekret, dem Zellbilde und dem Drüsenextrakt, die niemals gleichzeitig untersucht wurden, eine Kurve des Ablaufs der Magendrüsenarbeit gewinnen läßt, konnten wir etwa folgenden Arbeitsrhythmus feststellen:

Hungerperiode. Während des Hungerns überwiegt die 3. Arbeitsphase: viele Granula, kein Sekret.

Ungefähr in der 1. Verdauungsstunde überwiegt die 4. Arbeitsphase: allmähliche Trübung des Plasmas, also Granulaschwund. Im Sekret Anstieg der Fermentkraft.

Erste Sekretionsperiode. Etwa in der 2.—4. Verdauungsstunde überwiegt die 2. Arbeitsphase: stärkere Trübung des Plasmas; Abfall der Fermentkraft (trotz wahrscheinlich dauernder Reizung).

Etwa in der 5.—6. Verdauungsstunde überwiegt die 4. Arbeitsphase: zwar ist keine Granulavermehrung beobachtet, aber in weitaus den meisten Fällen steigt die Fermentkraft von neuem.

Zweite Sekretionsperiode. Etwa in der 6. Verdauungsstunde bis zum Schluß nähert sich das Zellbild allmählich dem Hungerzustande. Die Fermentkraft sinkt in allen, steigt nochmals in wenigen Fällen.

Eine dritte Sekretionsperiode ist fraglich. Je nach Nahrungsart und -menge wird sie oder schon die zweite Sekretionsperiode in die Hungerperiode übergehen. In allen Fällen fällt die Fermentkraft des Sekretes.

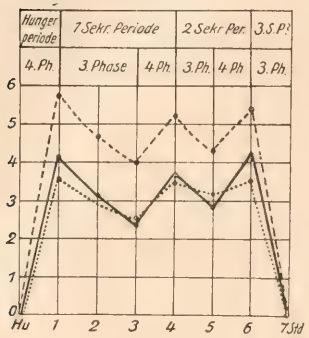
Dies sind die Tatsachen. Über die Ursachen dieser Periodizität wird das Vergleichende Kapitel sprechen.

Pankreas des Hundes.

Auch beim Pankreas sind nach der Nahrungsaufnahme das Zellbild und der Fermentgehalt des Sekretes in einigen Stufen untersucht worden, ohne daß beide Erfahrungen bisher verglichen oder bei einem Versuche gleichzeitig beobachtet wären. Leider ist die Anzahl der Untersuchungen weit geringer als beim Magen.

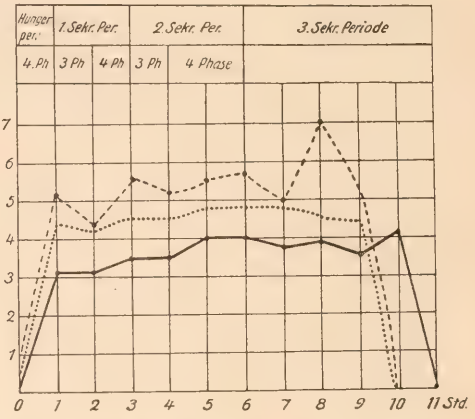
Im Zellbilde ist wie bei den Magendrüsen das Verhältnis der Granulazahl zum Protoplasma charakteristisch für die Arbeit der Zelle; daß dies Kriterium mit Vorsicht anzuwenden ist zeigten uns schon die Magendrüsen. Nach der Nahrungsaufnahme werden die

Fig. 19.



Das Schwanken der Kraft der drei Fermente im Pankreassaft des Hundes nach Genuß von 100 g Fleisch (nach Babkin, a. a. O. S. 250).
—— Protease, Lipase, ---- Amylase.

Fig. 20.



Das Schwanken der Kraft der drei Fermente im Pankreassaft des Hundes nach Genuß von 250 g Brot (nach Babkin, a. a. O. S. 260).
—— Protease, ... Lipase, ---- Amylase.

Granula[64]) gegen die Plasmazone zu trüber, gegen das Lumen dagegen lösen sie sich in kleinsten Vakuolen[65]); allmählich vergrößert sich die protoplasmatische Zone auf Kosten der Granulazone. Nach einigen Stunden wächst die Granulazone dann auf Kosten der Plasmazone.

Die Fermentkräfte im Sekret sind vor allem von der Petersburger Schule[66]) mit allen Kautelen, besonders der Aktivierung, untersucht worden (Fig. 19): das Hungertier sezerniert keine größeren

64) R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol., 1883, Bd. 5,1, S. 173. — Albert Mathew's Journ. of Morph., 1899, Bd. 15, S. 173. — Neuere Zusammenfassung: Noll, Ergebn. d. Physiol., 1905, Bd. 4, S. 111.

65) Kühne u. Lea, Unters. d. physiol. Instit. Heidelb., 1882, Bd. 2, S. 471. Beobachtung d. lebenden Zelle.

66) Babkin, Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, 1914, S. 258 ff., 290.

Sekretmengen[67]); innerhalb der 1. Verdauungsstunde steigt die Fermentkraft; sie fällt innerhalb der 2. und 3. Stunde und steigt wieder an; beides wiederholt sich nochmals, bis die Fermentkraft gegen das Ende der Verdauungszeit steil abfällt. Diese auffallende Ähnlichkeit der Kurve mit der des Magensekretes ist bisher nicht beachtet oder analysiert worden.

Auch darin sind die Verhältnisse den Magendrüsen ähnlich, daß zunächst keine Übereinstimmung zwischen den alten Zellforschungen und den neuen Sekretuntersuchungen besteht. Mein Schema des Arbeitsrhythmus wird sich auch hier zunächst an das Sekret halten, weil dieses als Arbeitsergebnis das klarste Kriterium für die Arbeit selbst ist; dabei werden die Zellbilder herangezogen. Von der Wasserabgabe, der Salzausscheidung und dem Alkalitätsgrade können wir absehen, da sie andere Zellarbeiten darstellen.

Die Erkennungsmerkmale für die 4 Arbeitsphasen sind auf Grund der Beobachtungen obengenannter Forscher folgende:

1. Phase. Rohstoffaufnahme: nicht erkennbar.

2. Phase. Bildung der Vorstoffe: Trübung und Färbbarkeit der Granulazone, Verbreiterung der Plasmazone.

3. Phase. Bildung der Vorfermente: Hellerwerden der einzelnen Granula, Verbreiterung der Granulazone, d. h. Vermehrung der Granula.

4. Phase. Ausstoßen des Sekretes: Steigen des Fermentgehaltes im Sekret, Bildung heller Vakuolen am Innenrand der Granulazone.

Es wird sich erneut zeigen, daß zu keiner Zeit der Verdauung die Zelle ausschließlich bei einer einzigen dieser Arbeitsphasen beschäftigt ist, daß in jeder Zeit jedoch eine Phase überwiegt.

*

Hungerperiode. 1. Zunächst überwiegt während des Hungerns in den Zellen die 3. Arbeitsphase: Bildung der Granula aus den Vorstoffen. Die Plasmazone ist hell, schmal und mit Karmin färbbar; die Granulazone voll Granula, mittelhell und mit Karmin nicht färbbar; die Ränder der Läppchen sind glatt. In der Plasmazone findet die Aufnahme und Verarbeitung der Rohstoffe statt: der Stoffansatz; in der Granulazone dagegen der Stoffverbrauch, d. h. die Umwandlung der Plasmastoffe in das spezifische Sekret: die Fermentbildung und Fermentabgabe[68]).

Eine stärkere Sekretion findet im Hunger nicht statt, wir können also die Kurve der Fermentkraft bei 0 beginnen lassen. —

2. Etwa 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme überwiegt in den Zellen die Fermentabgabe über die Fermentbildung (wenn nicht Abgabe und Neubildung sich die Wage halten).

67) Vgl. S. 81 u. 96 dieser Arbeit.

68) Theorie R. Heidenhain's.

Die ersten Reize laufen vom Munde aus[69]): 1—2 Minuten nach einer „Scheinfütterung", bei der das Fressen am Ende des Oesophagus wieder herausfällt, sondert die Drüse 5—29 Minuten lang Saft ab, der bereits nach 15 Minuten sehr spärlich wird; seine Verdauungskraft ist nicht gemessen. Zu dieser Zeit ist eine Erregung vom Duodenum her nicht möglich, denn dieses ist leer und zeigt alkalische Reaktion, weil erst 6—9 Minuten nach Nahrungsaufnahme Magensaft sezerniert wird, dieser also noch nicht in das Duodenum getreten sein kann. — Der zweite Reiz innerhalb der 1. Stunde ist der Vagus- und Sympaticusreiz: 3—5 Minuten, nachdem Fett in den Magen des Hundes gegossen wurde, sezerniert das Pankreas, trotzdem wieder kein Fett und keine Salzsäure in das Duodenum gelangten[70]). Das Sekret enthält (auch auf elektrischen Reiz hin) viel feste Substanzen und sehr viel Ferment, dagegen wenig Salze und Alkali; es verarmt im Laufe der 1. Stunde schnell an Fermenten, während seine Menge, d. h. sein Wassergehalt lange Zeit konstant bleiben[71]).

Mit diesen Befunden nach einer isolierten Reizung stimmen die Vorgänge bei normalem Fressen so auffallend überein, daß man sagen kann: auch bei normalem Fressen wird die Sekretion zunächst ausgelöst vor allem durch jene Vagus- und Sympaticusreize. Der Fermentgehalt ist im Laufe der 1. Stunde nicht gemessen, sondern nur am Ende der 1. Stunde: er ist bei allen drei Fermenten sehr stark, auf Fleisch, Brot und Milch, bei Hund und Mensch[72]). Die Kurve steigt vom Hungertier bis 1 Stunde nach Nahrungsaufnahme steil an (Fig. 19 u. 20).

Die in den ersten Stunden beobachteten Zellbilder stimmen mit dieser energischen Fermentausscheidung gut überein; zugleich scheint bereits am Aufbau des neuen Fermentes gearbeitet zu werden. Ältere Untersuchungen[73]) fassen die ersten 6 Stunden zu einer Epoche zusammen: „Die körnige Innenzone der Zellen . . . zeigt während der ersten Verdauungsstunden stärkere und dichtere Trübung und wird gleichzeitig empfänglich für Farbstoffe . . . Allmählich verkleinert sich jene Zone . . . bis sie in vielen Zellen nur die dem Lumen des Schlauches zugewandte Innenseite einnimmt und selbst ganz schwindet, während die homogen gefärbte Außenzone an Breite gewinnt und hier und da, wo die Körnerzone vollständig fehlt, den ganzen Umfang der Zelle einnimmt." Neuere Untersucher[74]) haben dies bestätigt und hinzugefügt, daß die dem Lumen zunächst liegenden Granula heller werden und weniger lichtbrechend

69) Babkin, Äußere Sekretion, 1913, S. 286.
70) Babkin, a. a. O., S. 276.
71) Babkin, a. a. O., S. 303.
72) Babkin, a. a. O., S. 260; Wohlgemuth, Berl. klin. Wochenschr. 1907.
73) R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol., 1883, Bd. 5,1, S. 200.
74) Kühne u. Lea, Untersuch. d. Physiol., Inst. Heidelb., 1882. Bd. 2. S. 472.

in kleinen Vakuolen liegen, während sie vom Kern zum Lumen vorrücken. Dies alles beweist eine starke Fermentabgabe in der ersten Zeit; es scheint jedoch, als ob — wenigstens in der 1. Stunde normaler Verdauung — sich die Granulazone nicht auffallend verkleinere. So ist anzunehmen, daß in der 1. Stunde, während des Ausstoßens der im Hunger gespeicherten Granula, bereits lebhaft an einer Neubildung gearbeitet wird, daß Fermentabgabe und Fermentbildung sich die Wage halten, indem an der Grenze gegen das Lumen zu in der Granulazone ebensoviel Ferment abgeschieden wird wie an der Grenze gegen die Plasmazone zu gebildet wird. Mit dieser Neubildung ständen wir bereits in der ersten Sekretionsperiode.

*

Erste Sekretionsperiode. 1. In der 2.—3. Stunde ist das Charakteristische ein Vorwiegen der Fermentbildung (1.—3. Arbeitsphase), was auf Grund der Funde in der Hungerperiode entweder dadurch zustande kommt, daß die Fermentausscheidung geringer oder die Bildung stärker wird als vorher.

Im Sekret ist ein Absinken der Kraft aller drei Fermente innerhalb der 2.—3. Stunde zu beobachten (Fig. 19 u. 20) und zwar bei Fleisch- und Brotnahrung binnen der 2., bei Milch binnen der 3. Stunde im Pankreas des Menschen und des Hundes[75]).

Nebenbei ein Wort über die Saftmenge. Sie erreicht zu dieser Zeit gerade ihren Höhepunkt: es steigt also die Wasserabgabe, während der Fermentgehalt sinkt, was ein Beweis für die schon an Speicheldrüsen nachgewiesene[76]) Tatsache ist, daß Wasser und Fermentsekretion zwei verschiedene Arbeiten sind. Wir können also die Wasserabgabe vernachlässigen. In diesem Falle steigt auf Genuß von Fleisch und Brot die Saftmenge, während sie auf Milch gleichzeitig mit dem Fermentgehalt sinkt.

Welche Reizbahnen spielen in dieser Zeit eine Rolle? Wir hörten oben von dem energischen Reiz auf dem Wege des Vagus und Sympathicus, welcher über 1 Stunde vom Magen aus wirkt; wir wissen ferner, daß 40 Minuten nach Nahrungsaufnahme Salzsäure in das Duodenum übertritt und hier als starker Reiz wirkt: und dennoch vermögen beide Reize den Fermentgehalt nicht auf der ersten Höhe zu halten. Die Fermentkraft sinkt, trotzdem höchstwahrscheinlich ein Reiz vorhanden ist. Ich möchte hier wie bei den Magendrüsen (S. 67) keine uns unbekannten Hemmungen als Ursache annehmen, sondern vielmehr meinen, daß durch eine innere Arbeitsverkettung in der Zelle dieser Abfall bedingt wird. Nach einer Zeit lebhafter Fermentabgabe tritt auch mitten in der Verdauungsarbeit und trotz der Reize eine Zeit vorwiegender Fermentbildung ein, die so lange dauert, bis wieder eine gewisse Menge Ferment entstanden ist. Diese notwendige Neubildung vermögen auch starke Reize nicht zu stören.

75) Babkin, a. a. O., S. 260.
76) R. Heidenhain, a. a. O.

Je schneller und gründlicher die Abgabe erfolgt, desto schneller die Neubildung; so kommt es, daß auf den schwachen Milchreiz hin erst in der 3. Stunde die erste Sekretionsperiode auftritt (siehe im Vergleichenden Kapitel S. 94). Gestützt wird diese Theorie auch dadurch, daß Wasser — wie gesagt — weiter reichlich abgegeben wird, vor allem auf den Säurereiz hin, der dafür spezifisch ist[77]); die Wasserabgabe ist natürlich nicht an eine Umsatzarbeit gebunden, sondern verlangt nur Transportarbeit.

Schon bei der Hungerperiode erwähnten wir, daß zweifellos eine Neubildung der sezernierten Stoffe in der Pankreaszelle sich anbahnt. Es wurde eine „stärkere und dichtere Trübung" der Granulazone beobachtet, bei der sie mit jenen Farbstoffen färbbar wird, mit welchen früher nur die Plasmazone sich färbte; es ist also anzunehmen, daß in der Granulazone Stoffe der Plasmazone eingedrungen oder dort gebildet sind, welche den Platz der gelösten Granula einnehmen, und dann zu neuen Granula verarbeitet werden, während die Umwandlung der Granula zu Ferment (soweit sie überhaupt in der Zelle stattfindet) fast ganz stockt. Allerdings ist die Granulavermehrung zu dieser Zeit noch nicht beobachtet; wir stehen hier vor einer ähnlichen Schwierigkeit, wie bei den Magendrüsen in der ersten Sekretionsperiode (Erklärung S. 94). —

2. Etwa 2—4 Stunden nach Nahrungsaufnahme beobachten wir ein Vorwiegen der Fermentabgabe (4. Arbeitsphase).

Zu dieser Zeit passieren in der Regel die letzten Teile von 100 Gramm Fleisch den Pylorus[78]); also wird bei dieser Nahrung von Reizen wohl ausschließlich der Duodenalreiz des Sekretins auf das Pankreas wirken, während bei Brot und Milch, die länger im Magen liegen, auch noch nervöse Magenreize mitwirken können. Dieser Duodenalreiz steht bekanntlich in engem Verhältnis zur Säuresekretion des Magens; die Sekretion im Pankreas erfolgt nicht, wenn der Magen durch Verbrühung sekretionsunfähig geworden ist[79]). Es erregen also je nach Nahrungsmenge, Nahrungsart und Salzsäuremenge entweder Magen- und Duodenalreiz oder nur der Duodenalreiz das Pankreas; und je nachdem steigt der Fermentgehalt des Sekretes innerhalb der ersten Sekretionsperiode über die Höhe des ersten Anstiegs hinaus oder bleibt hinter dieser Höhe zurück; denn der Duodenalreiz allein erregt durch Säuren, Wasser und Seifen einen an Fermenten ärmeren Saft als der reflektorische Reiz: reize ich z. B. durch Einspritzen von Salzsäure in das Duodenum und gebe dann nach 4 Stunden dem Hunde noch 250 g Brot zu fressen, so steigt der Fermentgehalt auf Grund der Vereinigung

77) Babkin, a. a. O., S. 268.
78) Cohnheim, Physiol. d. Verdauung u. Ernährung, 1906, S. 19.
79) Babkin, a. a. O., S. 293.

beider Reizgruppen erheblich[80]). Auch innerhalb des Duodenalreizes wirkt Fett stärker auf die Fermentsekretion als Säure.

Je nach diesen verschiedenen Reizen also steigt der Fermentgehalt des Saftes in dieser Zeit stärker oder schwächer an; genug, er steigt erst jetzt wieder an, trotzdem seit 3 Stunden der nervöse Reiz, seit mindestens 2 Stunden der Duodenalreiz wirken. Auf diese Reize kann also wohl die Stärke der zweiten Absonderung, aber nicht diese neue Absonderung selbst zurückgeführt werden; solange wir nicht einen neuen Reiz entdecken oder dieses rhythmische Schwanken in ein Ganglienzentrum der Drüse verlegen: solange glaube ich, daß jetzt die Zellen genug Sekret gespeichert haben und es nun langsam wieder abgeben können. So steigt der Fermentgehalt bei Hund und Mensch auf Fleisch (Fig. 19) und Brotgenuß (Fig. 20) zum zweiten Male an. Auf Fettnahrung dagegen (Milch) hatte ja die Kurve des Menschen erst in der 3. Stunde ihren Höhepunkt erreicht und fällt nun jetzt ohne erneuten Aufstieg langsam bis Schluß der Verdauung ab; es werden offenbar in diesem Falle die Granula der Hungerperiode sehr langsam ausgestoßen, eine Ruhepause, d. h. Erneuerung des Sekretes in einer besonderen und vorwiegenden 3. Arbeitsphase braucht nicht einzutreten, sondern 3. und 4. Phase fallen zeitlich zusammen und bewirken ein allmähliches Absinken der Kurve. Ist auf einen starken Reiz die Absonderung sehr schnell vor sich gegangen (Fleisch und Brot), dann muß eine Erneuerungspause eintreten; ist die Absonderung aber langsam gewesen (Milch), so können Absonderung und Erneuerung zeitlich zusammen arbeiten, wobei die letzte allmählich überwiegt. Dasselbe zeigten die Magenzellen in der zweiten Sekretionsperiode.

Das Ende dieser Sekretionsperiode entspricht histologisch dem Ende des Heidenhain'schen ersten Verdauungsstadiums[81]): allmählich verkleinert sich die Granulazone, bis sie in vielen Zellen nur die Innenspitze einnimmt; dadurch wird die Plasmazone sehr groß. Je mehr Granula verschwinden, desto mehr Ferment ist ausgeschieden. Die Zelle arbeitet offenbar zu dieser Zeit am Ersatz langsamer als am Verbrauch der Granula.

*

Zweite Sekretionsperiode. 1. Wir stellen ungefähr 4—5 Stunden nach Nahrungsaufnahme in manchen Fällen nochmals ein Vorwiegen der Fermentbildung fest. Die Menge der Fermentkraft sinkt beim Hunde auf Fleisch innerhalb der 5. Stunde (Fig. 19), bei Brot innerhalb der 4. Stunde (Fig. 20); beim Menschen sind die Untersuchungen nicht über die 4. Stunde hinausgeführt worden. Auf Milch sinkt die Kurve, ohne in der ersten Sekretionsperiode angestiegen zu sein, weiter ab.

80) Babkin, a. a. O., S. 299.

81) R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol., 1883, Bd. 5,1, S. 200.

Morphologisch entspricht diese Neubildung dem Heidenhain'schen zweiten Verdauungsstadium, wenn es mir auch zweifelhaft ist, ob man beide gleichsetzen darf, da sie zeitlich nicht ganz übereinstimmen. „Die früher verkleinerten Schläuche haben an Volumen wieder erheblich gewonnen dank einer bedeutenden Vergrößerung der Sekretionszellen", was offenbar auf die geringere Wasserabgabe zurückzuführen ist. „Die schon früher stark reduzierte Innenzone [Granulazone] erstreckt sich jetzt fast über die ganze Zelle, während die homogene Außenzone [Plasmazone] nur einen schmalen Saum bildet, meist nur weniger breit als im Hungerzustand", woraus folgt, daß die Aufbauarbeit in diesem Stadium über die Abgabe überwiegt.

2. Während die Sekretmenge weiterhin sinkt, steigt die Fermentkraft im Sekret bei Fleisch- und Brotnahrung um die 5. bis 6. Stunde nochmals ein wenig an (Fig. 19 u. 20). Bei Milchgenuß ist das Ferment entweder bereits versiegt oder seine Kraft sinkt weiter.

Morphologisch ist ein erneuter Granulaschwund nicht beschrieben worden, vielmehr füllt sich die Innenseite der Zelle mehr und mehr mit Granula.

Je länger die Verdauung andauert, desto unsicherer werden die Tatsachen, weil es mehr und mehr an feineren Untersuchungen fehlt und die Unterschiede der einzelnen Perioden sich verwischen. —

Ob wir unter diesen Umständen den starken Fermentabfall in der 7. Stunde bei Fleischgenuß oder die weiteren wenig gleichmäßigen Zacken der Kurven bei Brotgenuß in der 7.—10. Stunde noch als eine drittte Sekretionsperiode deuten dürfen, ist mir nicht gewiß. Sicher ist nur, daß sich die Zellarbeit mehr und mehr dem Hungerzustand nähert, also Granula speichert, so daß die Fermentkraft des Sekretes allmählich auf 0 sinkt. Sollte eine genauere Forschung die Kurven noch präziser festlegen, dann wird es möglich sein, den Zeitpunkt des Eintritts der Zelle in die Hungerperiode sicher anzugeben und damit den Ring der periodischen Erscheinungen zu schließen.

*

Diese Theorie der Sekretionsperioden wird ferner durch Tatsachen gestützt, welche an Hunden folgendermaßen gewonnen wurden[82]): das Pankreas mehrerer Tiere wurde verschiedene Zeit lang auf verschiedene Art gereizt: durch Vagusreizung und durch Eingießen von Salzsäure und Seifenlösung in den Magen; dann wurde das Pankreas exstirpiert und das Zellbild untersucht.

82) Babkin, Rubaschkin, Sawitsch, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74, 1909, S. 68.

Die tatsächlichen Ergebnisse sind in folgenden drei Versuchsgruppen gewonnen:

Es wurden drei Versuche mit Eingießen einer 0,5 % Salzsäurelösung gemacht; zwei wurden nach 3 Stunden, einer nach 4 Stunden abgebrochen. Zweimal waren die Granulamenge in den Zellen gegenüber dem Hungertier kaum verändert, wenn man nämlich 180—200 ccm Salzsäurelösung in drei bis vier Portionen binnen 3—4 Stunden in den Magen goß. Einmal dagegen war die Granulamenge stark vermindert: nach dreimaligem Reiz mit insgesamt 700 ccm Salzsäurelösung innerhalb 3 Stunden.

Vier Versuche wurden mit gleichartiger Vagusreizung gemacht und zwar 2 Stunden 40 Minuten, 3 Stunden, 4 Stunden 40 Minuten und 5 Stunden 30 Minuten lang. Dabei waren nach 2 Stunden 40 Minuten und nach 5 Stunden 30 Minuten die Granula nahezu geschwunden, jedoch nach 3 Stunden und 4 Stunden 40 Minuten noch in großer Zahl vorhanden.

Zwei Versuche wurden mit dreimaligem Eingießen von je 50 ccm Seife angestellt. Nach 3 Stunden 28 Minuten waren die Granula wie beim Hungertier reichlich vorhanden, nach 5 Stunden 30 Minuten dagegen stark vermindert. —

Nach meiner Meinung ist das gemeinsame Ergebnis dieser Versuche, daß innerhalb jeder Versuchsgruppe mal viel, mal wenig Granula gelöst wurden. Wenn wir nun annehmen, daß es sich in allen Fällen um gesunde, gleichdisponierte Tiere handelt, so ergeben sich m. E. zwei Erklärungen für diese Verschiedenheit aus den Versuchen selbst: einmal ist bei gleicher Reizart und gleicher Reizmenge (Salzsäure, Seife), aber verschiedener Zeitdauer des Versuches das Ergebnis ganz verschieden. Es ist aber nicht so: je länger der Versuch, desto weniger Granula, sondern ohne erkennbare Regel befinden sich z. B. in der zweiten Versuchsgruppe nach 3 Stunden und 4 Stunden 40 Minuten viele Granula in den Zellen, vorher aber (2 Stunden 40 Minuten) und nachher (5 Stunden 30 Min.) sind die Granula geschwunden.

Diese Befunde schließen die andere Erklärung, welche sich uns bei der ersten und dritten Versuchsgruppe aufdrängt, aus: daß nämlich die Stärke des Reizes allein schuld sei an der Verminderung der Granula. Es ergab sich hier, daß nach 3 Stunden die Granula vermindert oder gleich geblieben waren je nach Menge der eingeführten Salzsäure; oder bei gleichem Reiz waren nach 3 Stunden 28 Min. die Granula reichlich, nach 5 Stunden 30 Min. dagegen stark vermindert. Spielt die Stärke und Dauer des Reizes gewiß eine Rolle, weil die Zelle durch starken Reiz gezwungen werden kann, schneller auszuscheiden als bei schwächerem Reiz, so ist der äußere Reiz doch allein nicht maßgebend für das Zellbild, sondern auch der Zeitpunkt, in welchem der Versuch aufhörte. Das lehrt die zweite Versuchsgruppe. Die verschiedenen

Zeitpunkte, an denen die Versuche abgebrochen wurden, trafen die Zelle mal in der Bildungsphase, mal in der Abscheidungsphase, welche — wie oben dargelegt — über die Kurve des Fermentes in bestimmter Reihenfolge verteilt sind. Diese bestimmte Reihenfolge, die Verkettung der aufeinanderfolgenden Phasen und Perioden ist die Hauptursache der verschiedenen Bilder; daneben spielt der äußere Reiz durch Beschleunigung und Vermehrung der Arbeit nur eine Nebenrolle.

Babkin und seine Mitarbeiter sind anderer Ansicht. Es ist nicht einzusehen, wie sie aus ihren Versuchen den Schluß ziehen konnten, „daß die Sekretion auf Säure im allgemeinen von einer langsamen und unbedeutenden Ausscheidung der Körnchen begleitet sei", wo doch nach 3 Stunden auf 700 ccm Salzsäurelösung ein starker Granulaschwund beobachtet ist. Es kann doch niemand etwas „Allgemeines" aussprechen, das nicht alle in Frage stehenden Fälle innerhalb einer Varietätengrenze umfaßt.

Ferner behauptet Babkin, im Gegensatz zum Säurereiz führe der Nervenreiz zu einer Verarmung der Zelle an Granula. Zwei Versuche von vier sagen doch das Gegenteil! Man kann nur allgemein sagen, daß die Pankreaszellen bei gleicher Nervenreizung zu verschiedener Zeit recht verschiedene Bilder geben.

Es fragt sich nun, worauf diese Verschiedenheit beruht. Babkin sagt: „Der Unterschied in den mikroskopischen Bildern ... steht in engem Zusammenhang mit dem Umstande, daß wir es einerseits mit dem Resultat der überwiegenden sekretorischen Prozesse, andererseits mit dem Prävalieren der trophischen Einflüsse ... zu tun haben". Granulaschwund ist seit langem Anzeichen für Sekretion; demnach erklärt Babkin die vorwiegende Sekretion durch den „überwiegenden sekretorischen Prozeß"; andererseits den Granualreichtum durch trophische Einflüsse, die uns völlig unbekannt[83]) sind.

Babkin schließt aus den Versuchen mit Vagusreizung, daß hierbei zwei Perioden zu unterscheiden wären: „Die eine wird physiologisch durch langsame Sekretion und morphologisch durch unbedeutende Körnchenausscheidung charakterisiert; die andere zeichnet sich durch stärkere Sekretion und stark ausgeprägte Verarmung an zymogenen Körnchen aus." Demnach also müßten sich die Pankreaszellen auf denselben Reiz hin nach 3 Stunden und $4^3/_4$ Stunden in der körnchenreichen nach $2^3/_4$ Stunden und $5^1{}_2$ Stunden in der körnerarmen Periode befinden. Aber dieselbe Periode kann doch nicht um $2^3/_4$ und $5^1/_2$ Stunden liegen, wenn eine andere um 3 und $4^3/_4$ Stunden sich dazwischen schiebt. Es bleibt also nur übrig, mindestens drei Perioden zu unterscheiden: nach $2^3/_4$ Stunden sind die Zellen körnerarm (vierte Arbeitsphase in meinem Sinne), nach 3 Stunden und $4^3/_4$ körnerreich (dritte Arbeitsphase) und nach $5^1/_2$ Stunden wieder körnerarm (vierte Arbeitsphase). Wie ich oben auseinandersetzte, könnte dann vielleicht die hier zuerst genannte Phase der Hungerperiode angehören, die beiden darauffolgenden der ersten Sekretionsperiode.

So sehe ich im Gegensatz zum Autor seine Versuche als eine Stütze meiner Periodentheorie an, wobei betont werden muß, daß diese Versuche noch mehr vertieft werden müssen, ehe man bindende Schlüsse aus ihnen ziehen kann. Heute bilden Babkin's Versuche eine Nebenstütze für die Theorie, daß das Schwanken der Granulamenge seinen Grund nicht allein in äußeren Reizen, sondern vor allem in der Verkettung der Sekretionsphasen hat,

83) S. dazu Rud. Heidenhain (Hermann's Hbd. d. Physiol. Bd. 5, 1) und Verworn, Allgem. Physiol. 6. Aufl., 1915, S. 428.

da wir bei gleichem Reiz zu verschiedener Zeit verschiedene Granulamengen antreffen.

*

Zusammenfassung. Auch das Sekret des Pankreas zeigt schwankende Fermentkraft. Vergleichen wir die Kurve der Fermente mit den unabhängig davon gewonnenen Zellbildern zu verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme, so ergibt sich folgendes System:

Hungerperiode:

A. Während des Hungerns werden die Granula gespeichert. Es fließt keine größere Menge Sekret (3. Phase).

B. Binnen einer Stunde werden viele Granula der Hungerperiode gelöst und wahrscheinlich gleichzeitig viele neugebildet. Die Fermentkraft steigt (4. Phase).

Erste Sekretionsperiode:

A. Binnen 3—4 Stunden trübt und verkleinert sich die Granulazone; Neubildung von Vorstopfen [und Granula?] (2. [u. 3.?] Phase). Die Fermentkraft sinkt.

B. Binnen 2—4 Stunden werden die meisten Granula gelöst. Die Fermentkraft steigt (4. Phase).

Zweite Sekretionsperiode:

A. Binnen der 5. Stunde u. s. w. wächst die Granulazone stark an. Die Fermentkraft sinkt (3. Phase).

B. Ein deutlicher Granulaschwund ist nicht mehr festgestellt. Die Fermentkraft steigt in einigen Fällen.

Dritte Sekretionsperiode ist ungewiß; allmählich gehen die Sekretionsperioden in die Hungerperiode über, in der die Granula gespeichert werden und keine größere Fermentmenge mehr ausgeschieden wird.

Die Neubildung des Fermentes in der ersten und zweiten Sekretionsperiode ist auf heute bekannte äußere Reize nicht zurückzuführen. Meine Erklärung der Periodizität von Bildung und Abscheidung ist die Annahme einer notwendigen Arbeitsfolge in der Zelle, auf welche die äußeren Reize nur bezüglich Sekretmenge und Sekretionsgeschwindigkeit Einfluß haben (vgl. Kap III).

*

Die Beobachtungen über eine periodische Arbeit der Verdauungsdrüsen beziehen sich bisher nur auf die Arbeitszeit während der Verdauung, nicht auf die Hungerzeit. Es sind aber über 100 Versuche an 30 Hunden beschrieben worden[84]), nach denen auch während des Fastens eine periodische Sekretion des Pankreas stattfinden soll: Die Drüse scheidet 20—30 Minuten lang etwa 2—3 ccm Saft aus, „ruht" darauf 1½—3 Stunden, sondert dieselbe Menge in der gleichen

84) W. Boldyreff, Ergebn. d. Physiol. Bd. 11, 1911, S. 190.

Zeit aus, ruht wieder eine entsprechende Zeit u. s. f. Die Zeitspanne der Absonderung und die der „Ruhe" soll bei demselben Individuum so konstant sein, daß man nach einmaliger Feststellung der Periodenzeit bei einem Tier genau den Zeitpunkt angeben kann, wann wieder eine Sekretion erfolgen wird. Absonderungszeit und Ruhezeit sollen in einem festen Verhältnis zueinander stehen: je länger die Arbeitsperiode, desto länger die Ruheperiode: falls aus irgendeinem Grunde bei einem Hunde die Ruheperiode länger als gewöhnlich dauert, so währt auch die Arbeitsperiode entsprechend länger. Ferner ist die Zeit beider Perioden durch Krankheit zu behindern; auch auf Fressen „bricht die periodische Tätigkeit sogleich ab und macht der Verdauungstätigkeit Platz". — Genau in den gleichen Perioden soll die Darmwand Saft ausstoßen und soll Galle aus der Gallenblase fließen. Künstlich ließ sich bisher solche periodische Sekretion nicht hervorrufen.

Auf den ersten Blick scheinen diese Beobachtungen eine schöne Ergänzung meiner Theorie periodischer Sekretion während der Verdauung zu sein: danach könnten wir uns vorstellen, daß die periodische Arbeit der Verdauungsdrüsen auch in der Hungerzeit auf die Tatsache eines periodischen Aufbaus und Abbaus der Fermentgranula zurückzuführen ist: ist eine bestimmte Menge der Granula gebildet, so erfolgt automatisch die Ausstoßung. Dafür spräche auch die Tatsache, daß Bestandteile, spez. Gewicht, Fermentkraft und Alkaleszenz des Pankreassaftes auffallend konstant bei jeder Sekretion sein sollen. Demnach wären die Perioden der Hungerzeit auf dieselben Ursachen zurückzuführen wie die der Verdauungszeit und wir erhielten ein ansprechendes Bild des gesamten Arbeitsrhythmus.

Zunächst aber, ehe nicht die Ursachen des Rhythmus in der Hungerzeit und dessen direkte Beziehungen zum Rhythmus der Verdauungszeit erforscht sind, läßt sich Sicheres nicht aussagen. Es ist heute unwahrscheinlich, daß der Rhythmus der Hungerzeit auf Ursachen zurückzuführen ist, die in der Drüsenzelle bezw. im Drüsenorgan zu suchen sind; denn erstens sezerniert (nach bisherigen Beobachtungen) der Magen nicht periodisch in der Hungerzeit, vor allem aber sollen Pankreas, Gallenblase und Darm zu gleicher Zeit ihren Saft ausstoßen, und der Magen soll sich dabei gleichzeitig kontrahieren, wobei 3—5 ccm Schleim abgesondert werden. Ebenso kontrahiert gleichzeitig der Darm vom Duodenum bis zum Blinddarm. Ist diese Beobachtung richtig, daß alle diese Organe eine so verschiedene Tätigkeit gleichzeitig und periodisch ausüben, dann muß der Grund dafür im Gesamtorganismus, aber nicht innerhalb einer Drüse gesucht werden. Dies ist jedoch ein wesentlicher Unterschied gegen meine Auffassung der periodischen Sekretion während der Verdauungszeit; somit läßt sich eine Beziehung zwischen beiden Erscheinungen heute noch nicht herstellen.

III.

Vergleichendes.

Zwei Aufgaben stellten wir uns: einmal die Frage zu beantworten, ob die Drüsen während einer längeren Verdauungszeit einperiodisch oder mehrperiodisch arbeiten. Zweitens, ob die Bedingungen des periodischen Ablaufs in den Zellen oder in den Reizen liegen.

Die Antworten auf beide Aufgaben, in der Einzeldarstellung nicht voneinander trennbar, sollen jetzt gesondert gegeben werden und ihre Stellung in dem Problem rhythmischer Organarbeit soll aufgezeigt werden[85]).

85) Eine vollständige (tatsächliche und begriffliche) Auseinandersetzung mit den herrschenden Meinungsverschiedenheiten über rhythmische Lebensvorgänge, be-

1. Die Verkettung.

Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen offenbart sich zunächst in einer festgelegten Reihenfolge des Arbeitsablaufs: einer Verkettung bestimmter Phasen und Perioden; zweitens in einer bestimmten zeitlichen Beeinflussung dieses Ablaufs. Wir betrachten zunächst die Verkettung.

Die Verkettung der Phasen.

Die Entwicklung des Fermentes in den Drüsenzellen wurde schematisch in vier Phasen zerlegt (S. 46), um Kriterien für den Entwicklungsablauf zu gewinnen:

Rohstoffaufnahme
Bildung eines Vorstoffes
Bildung der Granula
Ausstoßen des Sekretes
} eine Arbeitsperiode.

In dieses Schema lassen sich spätere Ergebnisse einordnen und fügen sich Betrachtungen an anderen Drüsen[86]). Hier wurden diese Phasen dargestellt bei der Mitteldarmdrüse des *Astacus* (S. 50), der Gastropode *Pleurobranchaea* (S. 55) sowie bei den Magenhauptzellen (S. 61) und Pankreaszellen des Hundes (S. 73).

Eine analoge Anordnung der Phasen ist uns aus anderen rhythmischen Erscheinungen des Organismus wohlbekannt. Es ist in Hinblick auf manche begrifflich unklare Untersuchung wertvoll, sich kurz vergleichend mit ihnen zu beschäftigen.

Die bekannteste periodische Arbeit im tierischen Organismus ist die Herztätigkeit mit vier Phasen[87]):

Die Anspannungszeit
Die Austreibungszeit
} Systole
Die Entspannungszeit
Die Anfüllungszeit
} Diastole
} eine Arbeitsperiode.

Andere Forscher haben die Grenzen der Phasen etwas anders gezogen[88]), was die Willkür solcher Einteilung beleuchtet, welche — wie die unsrige — nur den Zweck hat, das Gebundene zur Klärung zu trennen. Genau so steht es bei der Phaseneinteilung der Karyokinese. Häufig lassen sich zunächst nur zwei Phasen unterscheiden, wie bei der Atmung, der kontraktilen Vakuole und dem Vor- und Rückschlag der Geißel- und Wimperbewegung; ebenso

sonders auf botanischem Gebiete, ist dabei natürlich nicht möglich; dies wird eine spätere Arbeit auf größerer Tatsachenbasis versuchen.

86) Siehe die Zusammenfassungen von M. Heidenhain, Metzner, Noll und Gurwitsch.

87) Hürthle, 1891.

88) Engelmann, Luciani u. a.

konnten die rhythmischen Entladungen, mit denen eine Ganglienzelle einen unrhythmischen Reiz beantwortet, als eine sehr rasche Folge der zwei Phasen: Impuls und Pause beobachtet werden, die in solcher Schnelligkeit wechseln, daß man über hundert solcher Impulse und Pausen in einer Sekunde nachweisen konnte[89]).

Das Gemeinsame dieser an sehr verschiedenen lebendigen Systemen beobachteten periodischen Geschehnisse ist erstens, daß die Arbeit des betreffenden Organs ringförmig zum Ausgangspunkt zurückkehrt und damit eine Periode abgeschlossen ist, gleichgültig, ob sie sich wiederholt oder nicht.

Das zweite Gemeinsame ist die Verkettung[90]), die bestimmte Reihenfolge der einzelnen Phasen innerhalb einer normalen Periode und der Perioden innerhalb des normalen Gesamtablaufs. Diese Verknüpfung ist im normalen Geschehen so eng, daß wir sie als notwendig bezeichnen können. Damit ist nicht gesagt — wie man gemeint hat — daß diese Verkettung nicht in irgend einem Punkte gehemmt (oder beschleunigt) werden könne; wir werden diese Wirkung nachher kennen lernen. Sondern es ist nur gesagt: auf eine bestimmte Phase eines normalen Geschehens kann immer nur eine bestimmte andere folgen, nicht eine beliebige; genau wie in der normalen Organismenentwicklung ein Stadium nur in ein bestimmtes anderes übergehen kann. Auch ist mit dem Worte notwendig nicht Lebensnotwendigkeit gemeint — wie man es auch gelegentlich aussprach —; vielmehr wird der Gesamtorganismus das Stillstehen vieler Arbeiten seines Innern ohne Schädigung überleben und regulieren können.

Die Organisation eines Organismus kann im großen über Stoffe und Stoffwechselwege ungemein frei verfügen, aber andererseits

89) Verworn, Erregung und Lähmung, 1914, S. 228.

90) Ich habe mich in der Embryologie (Entwicklungsmechanik) und Physiologie leider vergeblich nach einem allgemeinen Begriff für die Verkettung der Vorgänge in einem ablaufenden System umgesehen. Auch in der Logik ist mir ein Ausdruck für Geschehnisse nicht bekannt, die so miteinander verbunden sind, daß b aus a, c aus b, d aus c u. s. w. entsteht, daß also die Phasen a, b, c durchlaufen werden müssen, um d zu erreichen. Ich habe den deutschen Ausdruck Verkettung gewählt, der dem physiologischen Begriff der Koordination ungefähr gedanklich entspricht; dieser letzte ist zunächst für die Reflexwirkung auf Bewegungsorgane gebraucht worden, welche synchrone oder metachrone Bewegungen auslöst (z. B. Driesch, Philosophie d. Organischen, 1909, Bd. II, S. 27); als Parallele käme für uns vor allem die metachrone Wirkung der „Kettenreflexe" (Loeb) in Betracht. Dann haben Bayliss u. Starling (Ergebn. d. Physiologie, 1906, Bd. 5, S. 666) den Ausdruck „Koordination" erweitert und verstehen darunter einen Mechanismus, „vermittels dessen die Tätigkeit eines Teiles oder eines Organs auf die Tätigkeiten oder das Wachsen anderer Organe, welche sehr weit von den ersten entfernt sind, einwirken kann". Das „sehr weite" Entferntsein ist zu relativ, um als Begriffsgrundlage zu dienen; vielmehr möchte ich als Koordination oder Verkettung jede Verkuppelung normaler aufeinanderfolgender Geschehnisse im Organismus bezeichnen. —

sind die Bahnen, in denen im kleinen der normale Vorgang der Zellen und Organe sich abspielt, fest eingefahren. Die Phasen der Kernteilung sind in ihrer Reihenfolge innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen für alle Organismen gleichmäßig vorgeschrieben. Es müssen Inspiration und Exspiration so notwendig wechseln, wie die vier Phasen der Herztätigkeit und die zwei Phasen der Vakuolenpumpe. Es müssen Impuls und Pause der Ganglienarbeit, d. h. wahrscheinlich Zerfall und Wiederaufbau bestimmter Substanzen in den Ganglienzellen[91]), ebenso notwendig aufeinanderfolgen, wie Vor- und Rückschlag der Wimperbewegung. Und ebenso erfolgt in den Drüsenzellen eine Vorstoffbildung nur nach Rohstoffaufnahme; und nach der Vorstoffbildung müssen (bei unserm heutigen Wissen) stets erst Granula gebildet werden, ehe das Ferment ausgeschieden wird.

Diese Verkettung des Ablaufs ist die zwangläufige Bahn, die eine Organisation ihrer Arbeit vorschreibt; sie ist der Zwang eines Systems. Als Vergleich mag die Notwendigkeit dienen, mit der in einer Melodie ein Ton auf den vorhergehenden folgt, wenn diese Melodie gewahrt werden soll[92]); auch die Notwendigkeit, mit der innerhalb einer Maschinenarbeit ein Geschehen auf das andere folgt, wenn der normale Ablauf der Arbeit garantiert werden soll[93]). Das Wachstum ist ebenfalls solche Verkettung, die mit der physiologischen Arbeitskette erwachsener Organe viele Parallelen hat, ja, ihr im Wesen vielleicht gleich ist?[94])

Der Begriff Johannes Müller's „Spezifische Energie der Sinnessubstanzen" läßt sich mit Recht auf jede Zelle erweitern[95]). Sie besteht zunächst aus einer Verkettung der Geschehnisse in einem lebenden System, d. h.: ein das System treffender äußerer Reiz löst in dem System eine spezifische Kette von Vorgängen

---

91) Verworn, a. a. O., S. 242.

92) Daß damit die Melodie nicht allein bestimmt ist, s. S. 100.

93) Da, wo rhythmisches Geschehen und Ontogenie sich berühren, wie bei rhythmischer Pflanzenentwicklung fällt die Schwierigkeit besonders auf, in den viel größeren Komplex von Geschehnissen hineinzublicken, als ihn die Zellsekretion z. B. darstellt; daher wohl der Meinungsstreit. Im allgemeinen ist ja „Entwicklungsarbeit" (z. B. Teilung) ein Vorgang, der von den andern physiologischen Geschehnissen getrennt, durch besondere Reize ausgelöst, neben ihnen herläuft oder an ihre Stelle tritt (vgl. O. Hertwig, Allgem. Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 537).

94) Auf die Wichtigkeit eines solchen notwendigen Zusammenhangs ist oft hingewiesen worden; so z. B. bei Driesch (Philosophie der Organischen, 1909). — Jordan H., Die Lebenserscheinungen und d. naturph. Monismus 1911 u. Vergl. Physiol. Wirbelloser I, 1913. — Lotze, Mikrokosmos, 5. Aufl., 1896, Bd. 1, S. 58.

95) Hertwig, Osc., Allgem. Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 148, 504. — Verworn, Allgem. Physiol., 6. Aufl., 1915, S. 589. — Ders., Erregung u. Lähmung, 1914, S. 67, 289. — Der spez. Energie ist wohl gleichzusetzen die „Autoergie" (Roux) und die „spezifische Struktur" plus demjenigen Teil der „inneren Bedingungen", der „abhängig von den Potenzen der spezifischen Struktur ist" (Klebs, Sitzgsber. d. Heidelb. Akad., 1913, S. 9).

aus, deren Reihenfolge im normalen Geschehen durchaus unabhängig ist von dem Reiz. Diese Verkettung nennt Hermann Jordan „mittelbare Kausalität“: „Der Schuß tritt mit Notwendigkeit ein, weil die Anordnung der Teile des Gewehrs die Entzündung des Pulvers mit Notwendigkeit verursacht“ [96]). Daß die spezifische Energie nicht allein durch diese Verkettung bezeichnet ist, werden wir unten sehen (S. 93).

Es ist kaum notwendig, zu sagen, daß der Ablauf der Geschehnisse eine Reihe „innerer Bedingungen“ zur Voraussetzung hat, die aber nicht von ihm begrifflich trennbar sind, wie man wollte; sondern das gleichmäßige Eintreten der einzelnen Bedingungen für jede Phase stellt das Wesen der Verkettung selbst dar. Welche inneren Zellvorgänge die eine Phase der Sekretionsperiode in die folgende überführen, ist uns unbekannt; selbstverständlich hat jede einzelne Phase ihre Bedingungen, und daß diese in gesetzmäßiger Reihenfolge auftreten, nennen wir Verkettung [97]).

Noch ein Wort über die Notwendigkeit der Verkettung. Es ist schon betont worden, daß sich diese nur auf den normalen Ablauf eines physiologischen Geschehens bezieht. Wir würden aber die Phylogenie nicht verstehen, wenn wir nicht annähmen, daß der Arbeitsablauf durch besondere Einwirkungen auch geändert werden kann. Man hat diese Wirkung besonderer Reize eine metamorphotische genannt [98]) und damit alle Bedingungen der Gewebsmetamorphosen und der Variation bezeichnet. Während die normalen Reize die normale Arbeitsfolge selbst nicht beeinflussen, so können doch metamorphotische Reize Folgen haben, welche die Zelle zwingen, eine andere Arbeitsfolge einzuschlagen. Da wir hier bei den Drüsen nur vom normalen Ablauf sprechen, so genügt dieser Hinweis. —

Die Verkettung der Perioden.

Nach Ablauf einer Periode müssen die Geschehnisse in bestimmter Weise weiter laufen, wobei zwei Möglichkeiten bestehen: entweder setzt eine andere Arbeit mit anderen Phasen ein, dann bricht also die erste Periode nach einmaligem Ablauf ab; oder die Periode wiederholt sich, d. h.: die gleiche Phasenfolge beginnt am Ausgangspunkt von neuem. In dem ersten Falle kann natürlich auch diese neue Arbeitsfolge unserer Beobachtung entzogen sein und wir sagen: die Arbeit „ruht“. Dies ist mir nur von der Zellarbeit, nicht von der Organarbeit bekannt und ist nur dann

96) Jordan H., Vergl. Physiol. Wirbelloser, I, 1913, S. 3.

97) Wie man sich die physikalisch-chemischen Bedingungen in der Zelle denkt, s. Höber, Physik. Chemie der Zelle u. Gewebe, 4. Aufl., 1914. Auch Klebs, Sitzgsber. d. Heidelb. Akad., 1913, S. 41 u. Verworn, Erregung u. Lähmung, 1914, S. 41.

98) Verworn, a. a. O., S. 68, 301. — S. auch Hertwig, Osc., Allgem. Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 154, 525—541, 552—607.

verwirklicht, wenn andere Aufgaben an die Zelle herantreten oder die betreffenden Zellen z. B. durch Abschnürung vernichtet werden.

Einen solchen einperiodischen Ablauf erblicken wir in dem Befruchtungsvorgang, nach welchem die Zelle in andere Arbeiten eintritt; vielfach ist auch der Zellteilungsvorgang eine einperiodische Leistung, nämlich dann, wenn nach einer Teilung die Zelle dauernd „ruht", d. h. andere Aufgaben zu erfüllen hat. Auch bei der Sekretion kommt gelegentlich solch einperiodischer Ablauf vor, wenn nach einmaliger Bildung des Sekretes die ganze Zelle abgestoßen wird, im Lumen zerfällt und hier die Fermente freimacht (Astacus, S. 50); dagegen arbeitet die Zelle mehrperiodisch, wenn das Plasma nur teilweise abgeschnürt wird und der Zellrest mit dem Kern in eine neue Sekretionsperiode eintritt.

Die Verhältnisse bei Hydrophilus (S. 53) werfen ein helles Licht auf die Unzulänglichkeit morphologischer Begriffe für physiologische Systeme. Je nachdem man die Zelle oder den Darm als einheitlich arbeitendes System betrachtet, kann man — nach den physiologisch spärlichen Ergebnissen — den Ablauf als einperiodisch oder mehrperiodisch ansehen: etwa alle 36 Stunden soll das gesamte Darmepithel periodisch abgestoßen und in der Zwischenzeit neu gebildet werden bezw. die Funktion der Absorption übernehmen; demnach wäre die Zellsekretionsarbeit einperiodisch, die Organarbeit mehrperiodisch.

Ein mehrperiodischer Funktionsablauf ist eine Verkettung von Perioden (periodische Zellteilungen der Einzelligen), wie eine Periode eine Verkettung von Phasen ist. Für die Sekretionsarbeit der Zelle ist es bei höheren Tieren bekannt, daß nach einer Verdauungszeit nicht sämtliche Drüsenzellen abgestoßen oder vernichtet sind. Es muß sich also in der gleichen Zelle dieselbe Periode im Laufe ihres Daseins mehrere Male abspielen. „Der Erguß der Sekrete nach außen, d. h. auf die Körperflächen und in die Körperhohlräume und -kanäle, erfolgt in der Regel intermittierend, in Pausen, so daß man zwischen Ausscheidungspausen und Ausscheidungszeiten unterscheiden muß, oder wenn sie dauernd erfolgt, doch fast stets mit zeitlichen Steigerungen und Minderungen, äußerst selten ununterbrochen in gleicher Stärke" [99]).

Wo ist aber die Grenze zwischen der „dauernden" Sekretion mit ihren „Steigerungen und Minderungen" und zwischen einer kürzeren Sekretion mit einer einzigen Periode? Sollten sich nicht auch binnen einer durchschnittlichen Sekretion von 3—10 Stunden solche Steigerungen und Minderungen finden lassen, so daß man auch während dieser Epoche Ausscheidungszeiten und Ausscheidungs-

99) Ellenberger und Scheunert, Lehrbuch der Vergleich. Physiol. d. Haussäugetiere, 1910, S. 168.

pausen unterscheiden kann? Dann würde sich ein intermittierender, mehrperiodischer Prozeß auch während der Verdauungszeit finden, nicht nur im ganzen Dasein einer Drüsenzelle.

In der Tat konnte dies chemisch und morphologisch bei *Pleurobranchaea* gezeigt werden (S. 58). Auffallend ähnliche Kurven in 59 von 65 Fällen zeigte die Fermentkraft im Magensaft des Hundes (Fig. 15), des Menschen und der Ziege (Fig. 17), sowie im Glyzerinauszug des Schweinemagens (Fig. 18). (Eine vierte Phase der zweiten Sekretionsperiode und eine dritte Periode sind nur selten zu beobachten, was man wohl auf die geringe Menge der Probenahrung zurückführen kann.) Ebenso verhalten sich die Pankreaszellen des Hundes (Fig. 19 u. 20). — Im Zellbilde lassen sich auch mehr Perioden unterscheiden als die Autoren es bisher taten; doch läßt sich bei Säugetieren eine vollständige Übereinstimmung der Zellfunde mit den Angaben über die Fermentstärke noch nicht erbringen. Die Zelle arbeitet im Augenblicke wahrscheinlich nicht nur an einer einzigen Arbeitsphase, sondern stets an mindestens zwei (vgl. S. 94). Es ist aber keineswegs so, daß sie alle Arbeitsphasen gleichzeitig leistet, denn dann müßte ja das Zellbild unveränderlich sein, indem an dem einen Ende ebensoviel Granula gebildet wie am andern Ende aufgelöst werden, und in der Sekretkurve müßte die Fermentkraft einmal ansteigen und einmal abfallen. Vielmehr überwiegen wahrscheinlich in der Zelle periodisch ein bis zwei hintereinanderliegende Arbeitsphasen. In der Mitteldarmdrüse der *Pleurobranchaea* dagegen sind die einzelnen Perioden morphologisch deutlicher hintereinander geordnet, nur die letzte Phase der einen Periode deckt sich zeitlich etwas mit der ersten Phase der nächsten Periode.

Wir sehen also vor allem an dem Fermentgehalt des Sekretes, daß während einer etwa zehnstündigen Verdauungszeit die Fermentabsonderung vieler Drüsen einen mehrperiodischen Prozeß darstellt, während die Wasserabgabe gleichmäßig einen einperiodischen Prozeß bildet.

Sollten sich Zusammenhänge zwischen der sogen. „periodischen Hungersekretion" (S. 81) und der periodischen Verdauungssekretion ergeben, so würde man eine Kurve erhalten, in der ein längeres gradliniges „Ruhestadium" periodisch abwechselt mit der schnell auf- und absteigenden Zacke einer Hungersekretion, welcher gleichmäßige Verlauf nur zur Verdauungszeit durch mehrere höhere und dichtaufeinanderfolgende Zacken als Reizzeit unterbrochen wird. Doch ist dies noch sehr fraglich.

Von diesen Beobachtungen periodischer Drüsenarbeit aus wird auch Licht auf die Sekretion erstarrender Sekrete fallen. Stufenuntersuchungen an der arbeitenden Zelle und an dem Produkte dieser Arbeit werden bei den zahllosen festen Zellausscheidungen wertvolle Aufklärungen über die Folge der Arbeitsphasen und Perioden geben. Viele solcher Sekrete sind so gestaltet, daß man sie nur durch eine periodische Arbeit der Zelle erklären kann. Es werden Zellen mit einperiodischer Arbeit gefunden werden, wie wahrscheinlich die Bildung der Schmetterlingsschuppe, des Chiton-

stachels u. s. w. — und Zellen mit mehrperiodischer Arbeit, in denen sich mehrere gleiche Perioden mit verschiedenen Phasen abspielen, wie wahrscheinlich bei dem Bau der Sepiaschulpe, der Sekretion des Chitins und vieler anderer fester Sekretionsprodukte auch der Pflanzenzelle[100]). Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Sekretion erstarrender und flüssiger Sekrete besteht nicht, wenn man die Zelleistung als solche betrachtet[101]).

Die Autonomie der Verkettung.

Der Ablauf der periodischen Geschehnisse wird ausgelöst durch einen das physiologische System treffenden Reiz. Es erhebt sich nun die wichtige Frage, ob für den beschriebenen Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen die Bedingungen ausschließlich in jenen äußeren Reizen zu suchen sind: dann müßte für das Eintreten jeder Phase, für das Auf- und Absteigen jeder Kurvenzacke ein besonderer Reiz verantwortlich gemacht werden. Dies nimmt die Petersburger Schule — wie vorstehend gezeigt — an[102]). Es gibt aber auch noch die andere Möglichkeit: die äußeren Reize wirken zwar quantitativ, die Verkettung jedoch wird qualitativ allein von der Zellorganisation gebildet. Dieses Problem soll vergleichend erörtert werden.

Dafür ist es notwendig, zunächst jeden periodischen Vorgang so weit wie möglich zu seinen Wurzeln zu verfolgen; denn viele periodische Erscheinungen werden nur von anderen periodischen Vorgängen vorgeschrieben, besitzen also keinen Eigenrhythmus. Man hat diese als exonome Rhythmen[103]) bezeichnet (oder als Rhythmen II. Ordnung[104])). So folgt der Rhythmus des Lungenapparates wahrscheinlich dem periodischen Arbeiten des Atemzentrums und der Vagusregulierung. — Dagegen möchte ich jene Vorgänge, welche die Bedingungen für die normale Verkettung ihrer Phasen in ihrem geschlossenen System tragen, als **autonome**[105]) Rhythmen bezeichnen. Dabei ist also

---

100) Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena 1913. — Ders., Über die Schichtung der Stärkekörne, Berichte d. dtsch. bot. Gesellsch., Bd. 31, 1913, S. 339. — Ders., Über den Rhythmus im Leben der Pflanze, Ztschr. f. vergl. Physiol., Bd. 17, 1916, S. 1.

101) Küster, E., a. a. O., 1916, S. 16 teilt die rhythmischen Vorgänge in reversible (Mimosa-Bewegung, Herz, Flimmerepithel) und irreversible (Wachstum, Strukturen).

102) Analog glaubt eine neuere botanische Richtung den Wachstumsrhythmus der Pflanzen ausschließlich auf äußere Reize zurückführen zu können.

103) Verworn, Erregung und Lähmung, 1914, S. 238.

104) F. W. Fröhlich, Rhythmische Natur der Lebensvorgänge, Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 13, 1912, S. 27. — Offenbar ohne Kenntnis dieser Arbeit scheidet Munk (Biol. Zentralbl., Bd. 34, 1914, S. 625) zwischen prim. u. sek. Rhythm.

105) Verworn, a. a. O., S. 238 stellt sich auf den äußeren Standpunkt des Reizes und scheidet zwischen automatischer Rhythmenbildung (ohne Reizwirkung)

der Begriff der Autonomie jedesmal in Beziehung zu einem geschlossenen System und im Gegensatz zur Außenwelt zu setzen[106]). Er ist hier zunächst nichts als ein negativer Ausdruck: nicht abhängig von den äußeren Reizen; positiv können wir bisher, wie über die Zusammenhänge eines jeden physiologischen Systems überhaupt, so gut wie nichts sagen. Dieser autonome Rhythmus läßt wieder zwei Formen erkennen: Erstens, der Rhythmus läuft ohne jede Auslösung der Reize der Außenwelt ab, allein auf Grund der inneren Bedingungen; man hat diese Vorgänge als automatische bezeichnet und behauptet, daß die pulsierenden Vakuolen und der Wimperschlag einiger Protozoen solche autonomen Rhythmen wären[107]). Andererseits kann man dieser Automatie diejenigen periodischen Vorgänge gegenüberstellen, welche zwar durch äußere unperiodische Reize auf das betreffende physiologische System ausgelöst werden, bei denen aber die Bedingungen für das Eintreten der darauf folgenden Phasen im System selbst liegen: eine periodische Antwort auf einen unperiodischen Reiz. Man kann diese Vorgänge als endonome[108]) bezeichnen (Ganglienzelle, Zellteilung). Demnach sei das Schema rhythmischer Geschehnisse im Organismus:

Exonome Rhythmen (Rh. II. Ordnung): Ohne Eigenrhythmus.
Autonome Rhythmen (Rh. I. Ordnung): Mit Eigenrhythmus.
Automatische: ohne äußere Auslösung durch Reize.
Endonome: mit äußerer Auslösung durch Reize.

In welche Gruppe des Schemas gehört der beobachtete Rhythmus der Verdauungsdrüsen? Nicht in Betracht kommt die Gruppe

---

und rhythmischer Reizwirkung (exonom, amphonom, endonom). Es ist jedoch klarer, sich auf den Standpunkt der Zellarbeit zu stellen. Da fehlt nun bei Verworn ein Gesamtbegriff für die den Reizen gegenüber selbständige Zellarbeit, gleichgültig ob diese ohne jede Reizwirkung abläuft oder mit Auslösung durch Reizwirkung. Diesen Gesamtbegriff nenne ich Autonomie (vgl. Anm. 106). Der sprachlich unschöne Gegensatz zwischen exonom und autonom rührt daher, daß Verworn den Begriff endonom leider bereits enger festgelegt hat (vgl. Anm. 108).

106) In ähnlichem Sinne wendet Pfeffer (Pflanzenphysiol. II, 1909, besonders S. 388) dies Wort an, mit ihm Küster (Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena 1913). — Dagegen wenden sich Klebs (Sitzber. Heidelb. Akad. 1913, Munk (Biol. Zentralbl., Bd. 34, 1914, S. 626) und Lakon (Biol. Zentralbl., Bd. 35, 1915, S. 401). In ganz anderer Weise benutzt es Driesch in vielen Arbeiten. Neuerdings bezeichnet v. Tschermak (Allgem. Physiol. 1916, S. 36) den „durch äußere Faktoren zwar beeinflußten, aber nicht verursachten Charakter" eines organischen Prozesses als autonom.

107) Verworn, a. a. O., S. 232.

108) Verworn, a. a. O., S. 238 unterscheidet zwischen endonomen Vorgängen (bei denen nur ein unrhythmischer Reiz mit einem Rhythmus beantwortet wird) und amphonomen Vorgängen (bei denen ein rhythmischer Reiz mit einem andern Rhythmus beantwortet wird). Beide Vorgänge beruhen jedoch auf derselben Leistung der Zelle: auf Reiz mit einem Eigenrhythmus zu antworten: deshalb fasse ich sie zusammen unter den Begriff endonom.

der automatischen Vorgänge, weil der Sekretionsrhythmus ausgelöst und beeinflußt wird durch Reize. Bleibt also nur die Frage: ist er exonom oder endonom?

Dabei ist zunächst das geschlossene System abzugrenzen, das endonom sein soll oder nicht. Nehmen wir zunächst als einheitliches System die Drüse, denn es geht aus dem vorstehenden Kapitel hervor, daß die Drüse in ziemlich engen Grenzen einheitlich arbeitet. Man hat dies darauf zurückgeführt[109]), daß die Drüsen in sich eine solche Arbeitsteilung besäßen, daß alle Funktionsstadien gleichmäßig sich in dem Organ fänden und dieses dadurch imstande sei, ganz gleichmäßig während der Verdauungszeit Fermente zu liefern. Unsere vorstehenden Kurven beweisen aber die Ungleichheit der Fermentlieferung. Dagegen beweist die Gleichheit der immerwiederkehrenden Kurvenform, daß die Drüse innerhalb einer Variationsgrenze einheitlich arbeitet, so daß zu einer bestimmten Zeit die Mehrzahl der Zellen sich auf einem gleichen Funktionsstadium befindet.

Für eine Erklärung des einheitlichen Rhythmus der Drüsenarbeit gibt es drei Möglichkeiten: entweder sind die Reize der Nahrung einheitlich rhythmisch (wie die Petersburger Schule schließen muß, wenn sie konsequent ist) oder die Entladungen eines die Drüsenarbeit regulierenden Zentrums sind einheitlich rhythmisch, oder drittens die Zellarbeit — und erst sekundär die Organarbeit — ist einheitlich rhythmisch. Die letzte Entscheidung über das Zutreffen einer dieser Möglichkeiten haben die Experimente, doch läßt sich kritisch schon jetzt einiges durch unsere heutige Erfahrung sagen.

Die erste Erklärung: die Phasen und Perioden innerhalb des Drüsensystems sind allein auf Reize der Außenwelt zurückzuführen, ist unwahrscheinlich, denn wir müßten dann annehmen, daß in jeder Nahrung bestimmte Stoffe steckten, die als bestimmte Reize und Hemmungen wirken, welche die Drüse der Schnecken, Hunde, Ziegen, Schweine, Menschen in stets gleichmäßiger Reihenfolge treffen und die einzelnen Phasen und Perioden auslösen. Ferner müßten für die Wasserabgabe, die einperiodisch verläuft, andere Reize gelten als für die Fermentabgabe. Eine wenig wahrscheinliche Vorstellung! Und wo die Petersburger Schule den Abstieg der Fermentkraftkurven z. B. auf die Fetthemmung zurückführen wollte, konnten wir das Unrichtige dieser Vermutung nachweisen (S. 67). Da gerade im Sekret des Hundemagens bei 65 verschiedensten Nahrungsmitteln immer wieder eine sehr ähnliche Kurve entsteht, so ist es allein schon hier sehr unwahrscheinlich, daß die Kurve nur durch Nahrungswirkung hervorgerufen wird, um so mehr,

109) Ellenberger u. Scheunert, Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, 1910, S. 168, 320, 332.

als auch bei den anderen Tieren ähnliche Kurven entstehen; damit ist die experimentelle Prüfung durch natürliche Nahrung eigentlich schon abgeschlossen.

Die zweite Möglichkeit wäre: der unrhythmische Reiz der Außenwelt wirkt auf ein Zentrum jeder Drüse, tritt also damit in das System der Drüse ein und wird in diesem zu einem Eigenrhythmus umgeformt. So entstünde auch ein autonomer Rhythmus einer (oder mehrerer) Ganglienzellen, der dann auf die einzelnen Drüsenzellen übertragen wird und in ihnen den beobachteten Arbeitsrhythmus auslöst. Dieser Fall der Autonomie ist denkbar und wir haben vielleicht am Rhythmus des Atmens eine Parallele (allerdings ist hier noch nicht genau bekannt, wie weit der rhythmische Vorgang Eigenrhythmus des Zentrums ist und wie weit er auf Einwirkung des Blutes und Hemmung des Vagus hin abläuft). Aber dann müßte dies Zentrum, so lange es selbst erregt wird, für jede einzelne Phase: für Rohstoffaufnahme, Vorstoffbildung, Granulabildung und Abscheidung einen besonderen Reiz entsenden: und wie viel Phasen gibt es, die durch weitere Forschung immer mehr gespalten werden, und wie viel Reize sollen also unterschieden werden? Auch diese Erklärung ist unwahrscheinlich, wenn es auch nicht von der Hand zu weisen ist, daß vielleicht die Nahrungsreize in den Drüsenzellen irgendwie umgeformt werden.

Bleibt also die dritte Möglichkeit: Die Reize in der Nahrung (Außenwelt) wirken auf das geschlossene System der einzelnen Drüsenzelle und lösen hier eine Sekretion aus, deren Folge der Phasen und Perioden unabhängig von den Reizen, autonom, verläuft. Diese Erklärung ist die wahrscheinlichste und gewinnt durch parallele Erscheinungen bei Ganglienzellen einen hohen Grad der Sicherheit.

Der periodische Vorgang wäre demnach so zu verstehen: Die gleichmäßigen chemischen und nervösen Reize der Nahrung treffen jede einzelne Drüsenzelle zuerst in der dritten Phase der Hungerperiode (S. 56, 62, 73); diese Phase, welche durch Granulareichtum ausgezeichnet ist, bildet den „primären Angriffspunkt des Reizes“, wie es Verworn bei Ganglienzellen nennt[110]), d. h. in diesem Stadium ist die Drüsenzelle reizbar und löst die Granula. Weil nun im Augenblick des Reizes sich alle Drüsenzellen in derselben Arbeitsphase des Hungerzustandes befanden, so ist auch die Wirkung des Reizes in allen Zellen eine gleiche, d. h. die Zellen arbeiten synchron und die Drüse arbeitet einheitlich. — Ebenso wirkt ein Reiz auf die Ganglienzellen: es werden durch ihn vermutlich Stoffe in den Zellen zersetzt, was den Impuls bewirkt; bei dieser Zersetzung wird Sauerstoff verbraucht[111]), wie bei Drüsen-

110) Verworn, Erregung und Lähmung, 1914, S. 80, 292, 302.
111) Verworn, a. a. O., S. 88.

zellen eine starke CO_2-Entwicklung während der Sekretion beobachtet wurde.

Dieser spezifische Angriffspunkt ist das zweite Merkmal der spezifischen Energie[110]) (S. 85). Sind durch den Reiz eine bestimmte Menge Granula gelöst, dann beginnt in der Folge die „Restitution", d. h. die autonome Wiederherstellung der abgegebenen Substanz. Eine solche ist bei der Wasserabgabe nicht notwendig, darum verläuft diese einperiodisch. Aber in der Fermentfabrikation der Zelle setzt auf die vierte Arbeitsphase hin eine neue Kette von Phasen ein: die Zelle tritt in die erste Sekretionsphase (S. 58, 65, 76). Diese neue Periode muß nun in der bestimmten Arbeitsfolge ablaufen, bis ein neues Ferment gebildet ist und auf den andauernden Reiz hin von neuem frei werden kann.

Wenn wir uns die Reize als ziemlich gleichmäßig während einer Verdauungszeit vorstellen, wozu wir bei der Vielheit der Reizwege guten Grund haben, dann zeigt sich hier folgende interessante Tatsache: Nach Abgabe einer gewissen Menge Ferment wird der Reiz unwirksam. Nach unserer Auffassung ist das so zu erklären: es tritt jetzt eine neue Periode ein, in deren ersten Bildungsphasen die Reize die Abgabe einer nur sehr geringen Fermentmenge erregen können: die Fermentkraftkurve fällt. Dies ist der Hauptstützpunkt für die Theorie der autonomen Verkettung: die dauernden Reize vermögen nicht dauernd Sekret hervorzurufen, sondern sie wirken allein auf das Ende der Phasenfolge ein. So lange die Arbeitskette aber noch nicht an diesem Ende der Periode steht, so lange sind die Reize unwirksam. Die Zelle beantwortet einen gleichmäßigen Reiz ungleichmäßig. Solch ein Stadium der Unempfindlichkeit gegen Reize nennt man allgemein das **Refraktärstadium.** Wenn wir nicht annehmen wollen, daß die Reize selbst die Arbeitsfolge hervorrufen, dann bleibt keine andere Erklärung, als daß die Drüsenzellarbeit ein Refraktärstadium besitzt[112]), in welchem die Zellen unempfindlich sind weil in dieser Zeit die abgeschiedenen Stoffe ersetzt werden und damit die Zelle in den Zustand zurückgeführt wird, in dem sie für die Reize von neuem angreifbar ist, d. h. in die dritte Arbeitsphase.

Bei Ganglienzellen[113]) ist gleichfalls ein Refraktärstadium festgestellt: sie sind in der Phase der Pause für Reize nicht erregbar[114]). Die Erklärung, die Verworn

112) Falls man nicht ein regulatorisches Drüsenzentrum mit rhythmischer Arbeit annehmen will.

113) Hirsch, Gottwalt Chr., Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. 16, 1917, S. 185 (kurz zusammenfassend).

114) Verworn, a. a. O., S. 152, wo auch andere Beispiele. Ein Refraktärstadium bei rhythmischen Vorgängen der Pflanzen beschreibt auch Kniep (Verh. d. Phys. Med. Gesellsch., Würzburg, N. F., Bd. 44, 1915).

dafür gibt, lautet[115]): „Jedes lebendige System, das Erregbarkeit besitzt, hat auch während und nach jeder Erregung eine Phase herabgesetzter Erregbarkeit, denn jede Erregung vermindert momentan die Menge des zum Zerfall notwendigen Materials und erhöht die Menge der Zerfallsprodukte in der Raumeinheit, und da die Restitution Zeit braucht, so kann ein Reiz, der in die Phase vor der völligen Restitution desselben fällt, nicht die gleiche Menge von Molekülen zum Zerfall bringen wie nach der völligen Restitution, d. h. der Reizerfolg ist geringer und die Erregbarkeit ist herabgesetzt." Daß das Refraktärstadium eine Phase des spezifischen Stoffwechsels der Zelle ist, konnte dadurch nachgewiesen werden, daß die Länge des Refraktärstadiums abhängig ist von der Sauerstoffversorgung, der Temperatur und dem Ausspülen der Stoffwechselschlacken vermittels einer indifferenten Flüssigkeit[116]).

Die Verkettung der Arbeitsphasen bedingt es also in beiden Fällen, daß die Zellen so lange für Reize unempfindlich sind, bis in ihnen derjenige Zustand wieder erreicht ist, von dem der Arbeitsablauf ausging, d. h. bis die Periode sich ringförmig geschlossen hat. Die Reize sind nicht die Erreger der Arbeitskette, sondern sie treffen diese nur an einer bestimmten labilen Stelle und bewirken damit die Auslösung des autonomen Abrollens der Arbeitskette. Am Anfang der Phasenreihe wird von den Ganglienzellen Sauerstoff gebraucht, an ihrem Ende müssen Abfallstoffe beseitigt werden; beides sind aber nicht Bedingungen der Verkettung, sondern nur ihres zeitlichen Verlaufes, indem Mangel an Sauerstoff und Anhäufung der Abfallstoffe den Fortgang der Arbeit lähmen, aber nicht ändern. Ebenso sind Kohlezufuhr und Aschenabfuhr Bedingungen des Fortgangs der Maschinenarbeit, aber nicht des spezifischen Arbeitsweges der Maschine[117]).

Es erscheint zunächst verwunderlich, daß auf einen Reiz hin nichts mehr abgegeben wird, wenn noch Abgabestoff vorhanden ist. Wir sahen oben bei den Pankreasdrüsen (S. 76), daß nicht immer während des Absinkens der Fermentkraft im Sekret auch ein deutliches Zunehmen der Granula zu beobachten ist. Die Zelle geht in das Refraktärstadium auch dann, wenn noch Granula vorhanden sind. Dies Verhältnis findet hier seine mögliche Erklärung: für das Einsetzen des Refraktärstadiums ist wahrscheinlich die Anhäufung von Stoffwechselschlacken und zugleich das Vorwiegen der ersten beiden Arbeitsphasen in der Zelle verantwortlich zu machen; das Vorhandensein noch einiger Granula hindert offenbar das Einsetzen des Refraktärstadiums nicht. Die Wiederherstellung erfolgt, sobald einiges Ferment abgegeben ist. Während der Wiederherstellung ist die Zelle refraktär[118]).

115) Verworn, a. a. O., S. 110.

116) Verworn, a. a. O., S. 162, 166, 168.

117) Zur Kritik auch mancher Arbeit über pflanzlichen Rhythmus. Ferner sei dazu auf Verworn's Darstellung der Lähmung (a. a. O.) hingewiesen.

118) Man kann danach vielleicht mit Verworn (a. a. O., S. 157) die Drüsenzellen als „heterobolische Systeme" bezeichnen mit einem „relativen Refraktärstadium". Dafür sprechen auch einige Versuche mit künstlicher Reizung der Drüsen, die Babkin angibt (Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, 1914).

Diese autonome Erneuerung ist die „Selbststeuerung des Stoffwechsels“ genannt worden [119]; so lange nicht durch sie der alte Ausgangspunkt der Arbeitskette erreicht worden ist, kann ein gleich starker Reiz nur wenig oder gar kein Sekret hervorrufen. Ebenso vermag der Schlagbolzen eines Maschinengewehrs erst dann wieder einen Schuß auszulösen, wenn eine Reihe von Geschehnissen in bestimmter Verkettung durch „Selbststeuerung“ abgelaufen sind: Entzündung des Pulvers, Neuspannung der Feder, Herauswerfen der alten Hülse und Hineinschieben der neuen Patrone; während dieser ganzen Zeit befindet sich das System im „Refraktärstadium“.

So ist durch Beobachtung und Analogieschlüsse die Ansicht begründet, daß die Arbeitskette der Verdauungsdrüsen an sich ausschließlich auf organisatorischen Bedingungen der einzelnen Zellen beruht. Damit wäre diese neue periodische Zellarbeit auf die gleiche Stufe mit der Ganglienzelle gesetzt und vielleicht auch mit der sich teilenden Zelle und den Vorgängen des Befruchtungsvorganges: die Arbeitsfolge ist autonom (endonom) und bildet den ersten Bedingungskomplex des Arbeitsrhythmus.

Was von Ganglienzellen und Drüsenzellen gilt, wird sehr wahrscheinlich von der Arbeitskette anderer Zellen auch gelten. Indem wir die Bedingungen der Arbeitsfolge eines Vorgangs sondern von den Bedingungen der Arbeitszeit, fällt ein neues Licht auf die alten Fragen der Variation und Regulation, des normalen und pathologischen Verlaufs und besonders auf den physiologischen Begriff des geschlossenen Systems und seiner Organisation, der sich mit den üblichen morphologischen Begriffen nicht immer deckt. Damit dringt man auch in die letzten Fragen der heutigen Biologie ein.

2. Die Reize.

Den zweiten Bedingungskomplex rhythmischen Geschehens bilden die auf das Arbeitssystem wirkenden Reize. Sie bewirken mit der Verkettung zusammen den Ablauf, indem die Verkettung die Bahn der Geschehnisse angibt, die Reize die Zeit, in der die Geschehnisse sich abspielen. Beide Bedingungskomplexe wirken so ineinander, daß sie nur künstlich zu trennen sind.

Die Wirkung der Reize auf die von uns besprochenen Drüsen soll nach den Tatsachen der Petersburger Schule kurz dargestellt werden, da hier Neues nicht zu sagen ist. Ihrer Leitungsbahn nach

119) Verworn, a. a. O., S. 75 (nach Hering). Man hat vielfach auf die Analogie der Periodizität einiger physikalisch-chemischer Vorgänge mit der Periodizität organischer Vorgänge aufmerksam gemacht; z. B. Hoeber, Phys. Chemie d. Zelle u. Gewebe, 4. Aufl., 1914, S. 738 und Leduc, St. D. Leben in seinen physik.-chemischen Zusammenhang. 1912, S. 85. — Vor allem aber: Küster, a. a. O. und dazu: Kolloid. Ztschr., Bd. 14, 1914, S. 307 und Bd. 18, 1916, S. 107. — Fröhlich, Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 13, 1912, S. 38.

zerfallen die Reize in nervöse (psychisch-nervöse und direkt-nervöse) und chemische; die mechanischen spielen keine oder nur eine sehr geringe Rolle[120]). Ihrer Wirkung nach dagegen können wir sie in erregende (auslösende und steigernde) und hemmende Reize einteilen.

Erregende Reize.

Wir beobachten die Abscheidung eines Verdauungssaftes im Plasma einer Sarkodine erst dann, wenn Nahrung in das Plasma aufgenommen ist; die Sekretion ist also eine Reaktion auf den Reiz der Nahrung[121]). Dies Verhältnis zwischen Nahrung und Sekretion wird bis zu den Wirbeltieren durchweg festgehalten; wenn wir auch gelegentlich eine langsame Sekretion vorfinden, wo offenbar kein Nahrungsreiz vorhanden ist[122]), so bewirkt die Nahrungsaufnahme doch stets eine bedeutende Steigerung der Sekretion und der Hunger eine Abnahme der Sekretion; dies gilt auch für Pflanzen (*Drosera* und *Dionaea*). Auch bei allen vorstehend beschriebenen Drüsen wird die Sekretion ausgelöst durch Reize der Nahrung[123]).

Zu den oben dargelegten Funden bei *Pleurobranchaea* kommen noch diejenigen bei *Murex* und *Natica* und vor allem bei der glasdurchsichtigen *Pterotrachea*, bei der sich ohne Experiment durch Außenbeobachtung sehen läßt, wie der verdauende Saft von der Mitteldarmdrüse zum Kropf strömt, sobald die Nahrung den Ösophagus durchschritten hat, und wie die Sekretion aufhört, sobald sich keine Nahrung mehr im Kropfe befindet[124]). So ist die Auslösung der Sekretion auch bei anderen Wirbellosen und bei sämtlichen Drüsen des Hundes beschrieben worden mit Ausnahme jener eigentümlichen Sekretion im Hungerzustand, von der oben die Rede war (S. 81), deren Auslösung uns noch nicht bekannt ist, was von bedeutendem Interesse wäre, weil es sich hier nicht um eine Auslösung durch Nahrungsreize handeln kann, sondern die Bedingungen wahrscheinlich im gesamten Ernährungstraktus zu suchen sind, da mit der Sekretion noch eine Reihe anderer Erscheinungen zusammenfallen.

Die zweite Aufgabe der Reize ist, die Gesamtmenge des Saftes und des darin enthaltenen Fermentes zu regulieren. — Die Gesamtmenge des sezernierten Saftes ist annähernd proportional der Menge der in den Magen gelangten Nahrung[125]). Bestimmte

120) Gottwalt Chr. Hirsch, Erregung und Arbeitsablauf der Verdauungsdrüsen, Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. 15, 1916, S. 553.

121) Jordan, Herm., Vergl. Physiol. der Wirbellosen I. 1913, S. 69.

122) So bei Cephalopoden (Jordan, a. a. O., S. 372), Pflanzenfressern: die Wanddrüsen der Mundhöhle und die Parotis (Ellenberger und Scheunert, Lehrb. d vergl. Physiol. d. Säugetiere, 1910, S. 318), auch Pferd und Kaninchen (R. Heidenhain, Hermann's Hdb. d. Physiol., Bd. 5, 1, 1883, S. 179).

123) Einer der seltenen Fälle, wo auf einen Berührungsreiz hin sezerniert wird, ist bei den Schleimdrüsen des Magens bekannt geworden, wo die Sekretion „eine lokale Reaktion auf einen lokal wirkenden Reiz" darstellt. Oppenheimer, Hdb. d. Biochemie, 1912, Bd. 3, 1, S. 56.

124) Vgl. die Abbildungen in: Hirsch, Gottw. Chr., Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden, Zool. Jahrb., Bd. 35, 1915, S. 435.

125) S. Arrhenius, Gesetze der Verdauung und Resorption, Zeitschr. f. Physiol. Chemie, 1909, S. 321.

Mengen derselben Nahrung erregen also die gleiche Menge Saft. Aber gleiche Mengen ungleicher Nahrung erregen eine ungleiche Menge Saft, so daß für jede Nahrung in einer bestimmten Zeit eine bestimmte Menge Saft abgeschieden wird, die sich bei allen Versuchen wiederholt. Daraus geht hervor, daß nicht nur die Quantität des Reizes, sondern auch die Qualität der Nahrung auf die Gesamtmenge des Saftes regulierend einzuwirken imstande ist.

Als bekanntes Beispiel mögen die Ergebnisse an den Speicheldrüsen gestreift werden: hier rufen Fleisch, Milch, Sand geringe Mengen, dagegen salzige, trockene und saure Speisen große Mengen Sekret hervor (Verhältnis etwa wie 1 : 4)[126]; trockenes Fleisch erregt viermal so viel Sekret als normales, ein trockenes Pulver weit mehr als ein angefeuchtetes; glatte Steine erregen gar kein Sekret, dieselben Steine zerrieben zu Sand eine mittelmäßige Menge u. s. w. Ähnliches beobachtete man am Magen: N-äquivalente Mengen von Fleisch, Brot und Milch erregen eine ganz verschiedene Gesamtmenge Saft[127]. Dasselbe gilt von Pankreas[128]: dort werden beispielsweise auf die gleiche N-Menge Fleisch 141,0 ccm, Brot 320,2 ccm, Milch 921 ccm Saft abgeschieden.

Ganz ähnliche Ergebnisse zeigt eine Messung der Gesamtmenge des Ferments, das — wie oben ausgeführt — unabhängig von der Wassermenge sezerniert wird. Diese Unabhängigkeit zeigt sich z. B. auch darin, daß Sekretionsgeschwindigkeit und Fermentmenge keineswegs parallel gehen, vielmehr mit steigender Sekretionsgeschwindigkeit die Verdauungskraft abnimmt und daß vor allem bei gleicher Sekretionsgeschwindigkeit, aber verschiedener Nahrung, die Fermentmenge häufig recht verschieden ist[129]. — Auf eine bestimmte Menge Nahrung hin tritt eine bestimmte Gesamtmenge Ferment im Sekret auf; aber zwischen den drei Fermenten des Pankreas besteht dabei kein Unterschied, sondern diese werden alle drei parallel abgeschieden; diese häufige Beobachtung ist entgegen anderer Meinung besonders zu betonen[130].

So wird im Pankreas des Hundes auf Milch das stärkste Eiweißferment abgeschieden, auf Fleisch weniger, auf Brot das schwächste. Auch Lipase und Amylase sind auf Milch am stärksten und auf Fleisch und Brot um so geringer. — Anders der Magen: er sondert auf Brot ein starkes, auf Fleisch ein mittelstarkes, auf Milch ein schwaches Ferment ab[131]. Ganz besonders merkwürdig ist dabei die Tatsache, daß der Magen dieselben verschiedenen Fermentmengen ausscheidet, wenn die betreffende Nahrung nicht in ihn gelangt, sondern nur Auge und Nase des Hundes mit der Nahrung gereizt werden[132].

Drittens ist die Gesamtmenge der abgeschiedenen festen und organischen Substanzen je nach der Qualität und Quantität

126) Babkin, Äußere Sekretion der Verdauungsdrüsen, 1914, S. 12—24.
127) Babkin, a. a. O., S. 102.
128) Babkin, a. a. O., S. 259—261.
129) Babkin, a. a. O., S. 247, 262, 289.
130) Babkin, a. a. O., S. 247, 260, 262, 263 (Tabelle der Fermentkraft bei Hund und Mensch), 289. Auch Fig. 19 und 20 dieser Arbeit.
131) Babkin, a. a. O., S. 100.
132) Babkin, a. a. O., S. 105.

der Nahrung auffallend verschieden: so werden im Magen auf Brot viele, auf Fleisch weniger, auf Milch noch weniger feste Substanzen abgeschieden. Es zeigt sich dabei, daß Fermentmenge und Menge fester Substanzen parallel gehen, also beides Produkte derselben Arbeit sind[131]). Dasselbe ergaben Versuche am Pankreas[133]): es wurden ausgeschieden an festen und organischen Stoffen auf Milch viel, auf Brot mittelmäßig, auf Fleisch wenig. Es hat nach den vorliegenden Ergebnissen den Anschein, als wäre die Fermentausscheidung zusammen mit derjenigen organischer Stoffe (bezw. N) eine zusammenhängende Arbeit, und die Wasserausscheidung zusammen mit derjenigen der Salze eine zweite Arbeit. Beide Arbeitsgruppen sind getrennt und werden getrennt durch Reize beeinflußt[134]).

Untersuchen wir das Sekret in der Verdauungszeit in bestimmten Zeitabschnitten, dann tritt zum Mengenmaß das Zeitmaß, und wir erfahren, daß die sezernierte Menge in einer Zeiteinheit, also die Geschwindigkeit und mit ihr die Dauer der Sekretion von Reizen abhängig ist.

So wird z. B. im Magen der Höchstpunkt der Saftmenge auf Brot schnell erreicht, langsamer auf Fleisch, recht langsam auf Milch[135]); oder nach Hineinlegen von Fleisch in den Magen wird langsamer sezerniert als bei normalem Genuß der gleichen Menge[136]): demnach spielt auch der Reizweg für das Tempo der Sekretion eine Rolle, was von den Speicheldrüsen seit langer Zeit bekannt ist[134]) [141]). — Die Sekretionsdauer ist im Magen bei Verdoppelung der Nahrungsmenge etwa um 1,5 mal größer[137]). — Im Pankreas steigt auf Milch die Menge langsam an und fällt ebenso langsam; auf Brot jedoch steigt sie schnell und fällt recht langsam; auf Fleisch (mit der gleichen Menge äquivalenten N) steigt sie schnell und fällt schnell[138]).

Auch die Geschwindigkeit und Dauer der Fermentausscheidung ist bis zu einem gewissen Grade von den Reizen abhängig: auf Brot wird im Magen sofort schnell und viel Pepsin sezerniert, es muß also eine lange Erholungspause folgen (Verkettungswirkung!), auf Milch und Fleisch wird langsamer und weniger Pepsin sezerniert und die Erholungspause ist entsprechend kürzer[139]). Für das Pankreas des Menschen noch ein Beispiel: auf Fettnahrung wird schnell und viel Ferment abgegeben, auf Eiweißnahrung mittelmäßig und langsamer, noch langsamer auf Kohlehydrate[140]).

Wir erhalten also für die Saftmenge wie für die Fermentmenge durch die verschiedenen Reize verschiedene Sekretionsgeschwindigkeiten und Sekretionsdauer und dadurch ganz verschiedene Kurven, die den bestimmten Nahrungsmitteln typisch sind.

133) Babkin, a. a. O., S. 264, 287, 324.
134) Siehe auch die Ergebnisse an Speicheldrüsen (Becher und Ludwig, Heidenhain u. s. w, Babkin, S. 48).
135) Babkin, a. a. O., S. 96.
136) Babkin, a. a. O., S. 128, siehe auch die sehr vielen Versuche S. 200—219.
137) Babkin, a. a. O., S. 102.
138) Babkin, a. a. O., S. 254.
139) Babkin, a. a. O., S. 96.
140) Babkin, a. a. O., S. 263 (nach Wohlgemuth).

Das heißt: die zeitliche Einordnung der Phasen und Perioden ist abhängig von der Art und der Menge der Nahrung. Dafür bringt Babkin noch zahlreiche Beispiele.

Der Erregungsmechanismus ist durch die verschiedenen Reizwege[141]) und reizenden Substanzen so kompliziert, daß wir mit vielen Versuchen deswegen so wenig anfangen können, weil schon der Reizkomplex, aber auch der Reizweg nicht einfach genug gemacht waren. Neuere Untersuchungen haben infolgedessen die einzelnen Bestandteile einer Nahrung isoliert auf das Organ wirken lassen und damit eine fester umschriebene Reihe indifferenter und erregender Stoffe festgestellt: so z. B. daß das Pankreas auf Fett einen alkalischen Saft ausscheidet, der reich ist an organischen Substanzen und Fermenten; auf Salzsäure dagegen arm an organischen Substanzen und Fermenten, aber stark alkalisch[142]). Damit ist auch nur erneut die Richtigkeit des Satzes bewiesen: wenn ein bestimmter Stoff reizt, so übt er eine spezifische Wirkung aus, und von diesem Reiz hängen bei Drüsen Gesamtmenge und Tempo der Sekretion ab.

Hemmende Reize.

Die zweite Gruppe der Reizwirkungen ist die der hemmenden Reize, die bei den in Frage stehenden Verdauungsdrüsen weniger untersucht worden sind: es genügen deswegen hier wenige Beispiele.

Die hemmenden Reize können nervöse und chemische sein. So werden im Vagus sekretorische und sekrethemmende Fasern für die Magensekretion vermutet[143]), doch ist aus den Versuchen nicht ersichtlich, in welchem Funktionsstadium sich diese Drüsen befanden; in Unkenntnis dieses ersten Bedingungskomplexes für den Sekretionsablauf ist jedes Ausbleiben des Sekretes trotz des Reizes als Hemmung gedeutet worden, während wir der Ansicht sind, daß es sich hier oft um eine innere Hemmung durch die Selbststeuerung des Stoffwechsels handeln kann: um ein Refraktärstadium (S. 93).

Dagegen spricht nicht die häufige Beobachtung, daß die Ausscheidung des Sekretes plötzlich durch einen „Affekt“[144]) gestört werden kann, dessen Hemmungsweg unbekannt ist. — Ebenso hemmt ein Reiz des N. ischiaticus eine durch Curare hervorgerufene Sekretion der Unterkieferdrüse[145]); und eine Sekretion des Pankreas, die durch Vagusreizung hervorgerufen wurde, wird durch erneute Reizung oder durch Reiz des anderen Astes gehemmt[146]).

Andererseits sind einige Hemmungen durch chemische Reize bekannt geworden. So sollen z. B. Fett und zum Teil starke Kochsalzlösung vom Duodenum aus hemmend auf die Magensekretion einwirken[147]) (es wurde jedoch S. 67 bereits nachgewiesen, daß auf diese Hemmungen das wiederholte Absinken der Ferment-

141) Bezüglich der Reizwege siehe die bekannten Ergebnisse R. Heidenhain's an der Parotis bei Sympathikus- und Chorda-tympani-Reizung und die Versuche der Petersburger Schule am isolierten Magen bei Scheinfütterung und isolierter Nervenreizung.

142) Babkin, a. a. O., S. 287.

143) Babkin, a. a. O., S. 181, 188.

144) Babkin, a. a. O., S. 112.

145) Babkin, a. a. O., S. 60.

146) Babkin, a. a. O., S. 302, 334.

147) Babkin, a. a. O., S. 152, 157, 159.

kraft während der Verdauungszeit nicht zurückgeführt werden kann). — Vom Magen aus soll die Pankreassekretion durch Lösungen der Alkalisalze gehemmt werden[148]; doch ist dies wahrscheinlich deswegen keine direkte Hemmung, weil der Magensaft neutralisiert wird und damit die Ursache der Sekretinbildung im Duodenum fortfällt.

Normale Reize, erregende wie hemmende, wirken auf den Ablauf des physiologischen Systems der Drüsen ausschließlich zeitlich; sie bilden eine quantitative Regulation; aber die spezifischen Lebensäußerungen: die Kette der normalen Geschehnisse vermögen sie nicht zu beeinflussen. —

Diejenige Periodizität, die man bisher als „intermittierende" Tätigkeit der Drüse bezeichnete, d. h. der Wechsel zwischen „Arbeit und Ruhe" ist ausschließlich auf Reize zurückzuführen: während der Nahrungsreize „arbeitet" die Zelle, während des Hungerns „ruht" sie. Diejenige Periodizität aber, die wir vorstehend während der Verdauungsarbeit beschrieben, ist durch beide Bedingungskomplexe: Reize und Arbeitsverkettung bedingt[149]).

Man hat als „mitbestimmende Außenwelt" ferner Faktoren aufgezählt, die gar nicht spezielle Bedingungen des Rhythmus, sondern allgemeine Bedingungen des Lebens im Gesamtorganismus sind[150]); dies ist natürlich abzulehnen.

*

Der Rhythmus einer Melodie wird gebildet durch die Kette bestimmter Töne und die Zeitdauer eines jeden einzelnen Tones; dieselbe Tonkette ergibt bei verschiedener Zeitdauer der einzelnen Töne ganz verschiedene Rhythmen.

Ebenso wird der Rhythmus eines periodischen Vorganges im Organismus gebildet durch die Verkettung bestimmter Phasen und Perioden und durch die Zeitdauer jeder einzelnen Phase; dieselbe Arbeitskette ergibt bei verschiedener Zeitdauer der einzelnen Phase ganz verschiedene Rhythmen.

148) Babkin, a. a. O., S. 284.

149) Zur Analyse der Entwicklungsvorgänge bemerkt Oskar Hertwig (Allgem Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 152): „Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprozesses ist es daher ebenso falsch, wenn ich die Ursache in das Ei, als wenn ich sie außerhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht."

150) So meint Munk (Biol. Zentralbl. Bd. 34, 1914, S. 626), daß es für die Periodizität der Liesegang'schen Ringe ein Teil der „mitbestimmenden Außenwelt" sei, daß man die Gelatine nicht umschüttele oder umrühre. Selbstverständlich kann jemand nur so lange periodisch um den Marktplatz wandeln, als ihn kein Ziegelstein totschlägt; aber niemand wird den „negativen" Ziegelstein als Faktor des periodischen Wandelns ansehen. Da alle Geschehnisse zusammenhängen, so gilt es allein, die letzten unmittelbaren Bedingungen aufzusuchen (siehe auch Schopenhauer, Satz vom Grunde § 20). Rhythmische Vorgänge eines physiologischen Systems sind stets Teilvorgänge seines Gesamtlebens; wollen wir sie beschreiben, so müssen wir auch die Teilbedingungen erkennen, die jenen Teilvorgang zusammensetzen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **März 1918** **Nr. 3**
ausgegeben am 31. März

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **Dr. Alexander Sokolowsky**, Zur Biologie des Riesenhirsches S. 101.
Heinr. Kutter, Beiträge zur Ameisenbiologie. S. 110.
E. Wasmann S. J., Bemerkungen zur neuen Auflage von K. Escherich „Die Ameise". S. 116.
E. Wasmann S. J., Totale Rotblindheit der kleinen Stubenfliege (*Homalomyia canicularis* L.). S. 130.
Dr. phil. R. Vogel, Wie kommt die Spreizung und Schließung der Lamellen des Maikäferfühlers zustande? S. 130.
Hermann Jordan, Die Zoophysiologie in ihrem Verhältnis zur medizinischen Physiologie. S. 133.
Referate: **R. Demoll**, Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. S. 139.

Zur Biologie des Riesenhirsches.

Von Dr. Alexander Sokolowsky, Hamburg.

Unter den Tierarten, die in der Diluvialzeit die Erde bevölkerten, nimmt der Riesenhirsch (*Cervus curyceros* s. *Megaceros hibernicus*, Owen) unser besonders lebhaftes Interesse in Anspruch. An Größe unseren heute lebenden Edelhirsch übertreffend, trug er ein Geweih mit Schaufelenden, das bis zu 4 m von Ende zu Ende klafterte. Daß der Träger eines solchen Geweihes geradezu gigantisch wirken mußte, geht schon aus den verschiedenen in Museen aufgestellten fossilen Skeletten dieses gewaltigen Tieres hervor. Da aber die riesige Ausdehnung des Geweihes, verglichen mit dem Kopfschmuck unserer heute lebenden Hirsche, etwas Unverständliches an sich hat, entsteht die Frage nach der Entstehung und dem Zweck dieser Geweihbildung. Die Beantwortung dieser Frage führt uns zunächst zu einer neuen: Welchen Zweck hat die Ge-

weihbildung überhaupt? Auftreten und Ausbildung des Geweihes können nur auf sexuelle Ursachen zurückgeführt werden. Das geht schon unzweifelhaft aus der Tatsache hervor, daß bei sämtlichen Hirschen, eine Ausnahme macht nur das in beiden Geschlechtern ein Geweih tragende Renntier, nur das Männchen im Besitze dieses Kopfschmuckes ist. Wir wissen denn auch, daß mit der hohen Ausbildung des Geweihes die Kampflust bei den brunstenden Hirschen, wie es unser Edelhirsch in besonders ausgeprägter Weise erkennen läßt, besonders entwickelt ist, da die um den Besitz der Weibchen miteinander kämpfenden Hirsche sich als Nebenbuhler der Geweihstangen als Waffe bedienen.

Die Familie der Hirschtiere hat sich mit Ausnahme von Australien und Südafrika über die meisten Kontinente verbreitet, hat aber ihren Ursprung und ihre Blüte in der alten Welt. Die Stammgruppe der Hirsche besaß noch kein Geweih, während, wie bei den noch heute lebenden Moschustieren, die oberen Eckzähne hauerartig entwickelt waren. Die Bildung des Geweihes begann erst in der Obermiozänzeit. Lebende Überreste dieser nur durch ein Spießgeweih ausgezeichneten Hirsche sind die Muntjaks des Sunda-Archipels (*Cervulus muntjac.*). Auch hier hat das Männchen noch die großen Eckzähne behalten und trägt auf den Stirnbeinen ein Paar lange Knochenzapfen (Rosenstock) mit kranzförmig verdicktem Ende (Rose), während das auf letzterem sitzende „Geweih" noch klein und einfach ist, indem es einen soliden Hautknochen ohne Äste vorstellt oder nur noch einen kurzen Basalsprossen erkennen läßt. Erst gegen Ende der Miozänzeit sind aus den Cervulinen die echten Hirsche (*Cervina*) entstanden, bei denen die oberen Eckzähne Rückbildung erfahren, während sich das Geweih fortbildete und jährlich zum Abwurf gelangte. Erst in der jüngeren Pliozänzeit werden die Geweihe länger und treiben zahlreichere Sprossen, während der sie tragende Rosenstock sich verkürzt. Um diese Zeit sind auch die Hirsche erst aus der alten in die neue Welt hinübergewandert. Erst im obersten Pliozän beginnt die Entwicklung der mächtigen, oft reich verzweigten und schaufelförmigen Geweihe, durch welche zahlreiche Hirsche der Gegenwart sich auszeichnen. Auffallen muß es, daß die mit primitivem Geweih versehenen, stammesgeschichtlich entschieden älteren Vertreter des Hirschgeschlechts entweder sehr klein, oder doch nur verhältnismäßig klein gebaut sind, während mit der Zunahme in der Ausbildung des Geweihes entschieden auch eine solche in der Größe der Körpergestalt bei den verschiedenen Hirscharten verbunden ist. Verglichen mit den zierlichen moschustierartigen Hirschen und den Muntjaks sind die mit vielendigem Geweih ausgezeichneten Hirsche wahre Riesen. Es läßt sich demnach bei dem Werdegang des Hirschgeschlechts

deutlich in der Stammesgeschichte eine Entwicklungsrichtung erkennen, die aus zierlichen Anfängen zu großen, mit starkem, vielgliederigem Geweih gekrönten Hirscharten führte. Bei dieser Geweihausbildung lassen sich zwei voneinander abweichende Formen unterscheiden, die leicht erkennbar sind, obwohl es an Übergängen von der einen zur anderen nicht fehlt. Es sind das Stangen- und Schaufelgeweihe. Diese finden einerseits bei unserem Edelhirsch, andererseits bei unserem Damhirsch ihren typischen Ausdruck. Bei dem durch mächtige Schaufelbildung seines Geweihes ausgezeichneten Elch lassen sich Übergänge von der einen Form in die andere nachweisen. Dabei muß aber ausdrücklich betont werden, daß es sich bei dem Elch um die Schaufelbildung als Norm handelt, während bei ihm die Stangenbildung als Rückschlag anzusehen ist. Manche Forscher haben auf Grund dieser verschiedenartigen Geweihbildung zwei europäische Elcharten aufzustellen versucht. Martenson, dem wir eine Monographie des Elches verdanken, hat überzeugend nachgewiesen, daß „von einer besonderen Art des Elchs der Gegenwart, dem Stanglerelch, keine Rede sein dürfte und letztere als eine Spielart oder Varietät hinzustellen, erscheint verfrüht, so lange unsere Beobachtungen noch so unvollständig und lückenhaft sind. Vorläufig könnte man ihn nur als eine beginnende Umbildung der bestehenden Art oder eine sich heranbildende Subvarietät bezeichnen".

Nach meiner Überzeugung handelt es sich hierbei entschieden um Einflüsse der Außenwelt, die gerade nicht als Degenerationserscheinungen, wohl aber als Variationen aufzufassen sind. Durch die Beschränkung der Existenzverhältnisse des Elches durch die fortschreitende Kultur wird die Entwicklungsrichtung, die zu einer hohen Ausbildung des Schaufelgeweihes führte, beeinflußt, so daß es nicht zu dieser in solcher Entfaltung, sondern zu einem Rückschlag in die Stangenform, denn von dieser ist die Schaufelbildung herzuleiten, kam.

Eine in das Extreme durchgeführte Schaufelbildung zeigt der Riesenhirsch.

Professor Karl Hescheler in Zürich, der im Jahre 1909 eine monographische Abhandlung über den Riesenhirsch veröffentlichte, äußert sich über die Geweihbildung des in der geologischen Sammlung der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich aufgestellten vollständigen Exemplars wie folgt: „Die Spitzen der am weitesten nach außen abstehenden Sprossen klaftern beim hiesigen Exemplar 2 m 52 cm. Bei den größten bis jetzt gefundenen Geweihen geht die Spannweite bis gegen 4 m. Die Entfernung der genannten äußersten Punkte des Geweihes voneinander, im Geweihbogen über die Stirn weg gemessen, ist 3 m 74 cm. Jede Geweihhälfte sitzt auf einem kurzen Fortsatze des

Stirnbeines, Rosenstock genannt; dann folgt jene wulstige Verbreiterung an der Basis des Geweihes, die als Rose bezeichnet wird, welche ringsum mit knopfartigen Verdickungen, den sogenannten Perlen, besetzt ist, darüber alsdann die enorme Masse von Geweihsubstanz, die nun nicht wie beim Edelhirsch aus einem System von zylindrischen, am Ende zugespitzten Sprossen besteht, welche selbst wieder einer zylindrischen Stange aufsitzen, sondern die sich bald zu einer gewaltigen Schaufel verbreitert, von deren Rande längere oder kürzere Zacken abgehen. Es handelt sich also um ein Schaufelgeweih, wie wir es beim Damhirsch, beim Elch sehen. Aber die Ähnlichkeit mit dem Damhirschgeweih ist bedeutend größer: wie bei diesem folgt zunächst auf die Rose noch eine mehr zylindrische Stange, an der als erster Sproß dicht über der Rose der Augensproß sitzt. Dem Elch geht letzterer ab, und es breitet sich von der Rose weg das Geweih sofort zur Schaufel aus. Der Augensproß des *Megaceros* ist gewöhnlich verzweigt. Beim Riesenhirsch herrscht eine ziemliche Variation in der speziellen Ausbildung des Geweihes, und es weichen häufig die Geweihhälften bei ein und demselben Individuum mehr oder weniger stark voneinander ab. Als Maximum der Sprossenzahl einer Hälfte wird 10—11 angegeben. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß der Riesenhirsch denselben Gesetzen des Geweihwechsels und der Geweihbildung folgte wie seine lebenden Verwandten. Jedes Jahr wurde auch dieses Riesengeweih abgestoßen und in der Zeit von wenigen Monaten bis zur Brunstperiode neu aufgebaut.“ —

Im Jahre 1892 veröffentlichte Hans Pohlig eine „Monographie der Cerviden des thüringischen Diluvial-Travertines“, in welcher er den Riesenhirsch unter der Benennung *Cervus euryceros* in eine Anzahl Rassen zu zerlegen versucht, wobei er sich zunächst auf die Merkmale der Geweihbildung beschränken muß. Die bestgekannte Rasse ist der in Irland und auf der Insel Man in zahlreichen Resten festgestellte *Cervus euryceros Hiberniae*, der „Irish elk“, der die größten Geweihe mit der höchsten Spannweite von 3—4 m besitzt. Es dürfte auch, nach Hescheler, die geologisch jüngste Rasse sein, wahrscheinlich postglazial prähistorisch. Die für Deutschland konstatierte Rasse ist der *Cervus euryceros Germaniae*. Sie gehörte dem eigentlichen Diluvium an und ist also vermutlich älter als die irische. Dabei zeichnete sie sich durch kleineres, gedrungeneres Geweih aus und zeigt in der Geweihbildung zahlreiche Variationen im Gegensatz zu der viel einheitlicher sich verhaltenden irischen Rasse.

Gleichalterig mit der germanischen Varietät sind die Funde aus Italien und Ungarn, die unter *Cervus euryceros Italiae* vereinigt werden und sich ebenfalls durch kleineres und gedrungeneres Geweih mit Drehung nach hinten und unten auszeichnet. Als vierte

Varietät wird noch *Cervus euryceros Belgrandi* beschrieben, die früher auf Grund von französischen Funden aus dem älteren Diluvium der Umgebung von Paris als besondere Cervidenspezies aufgestellt wurde. Sie zeigt im Geweih Annäherung an den Elch und dürfte auch im älteren Diluvium von Deutschland vertreten sein. Ihr gehörten nach Pohlig auch die vom jüngsten Tertiär Englands beschriebenen *Cervus Dawkinsi* und *Cervus verticornis* an, die den Übergang zu den obertertiären Vorfahren der Riesenhirsche bilden, denen nach Hescheler der mediterrane *Cervus dicranius* mit außerordentlich stark verästeltem Geweih nahe stehen dürfte.

Der Riesenhirsch verbreitete sich über Großbritannien, Frankreich, Deutschland, lebte in größerer Zahl in der Poebene und im ungarischen Tiefland, spärlicher in Österreich, namentlich aber im europäischen Rußland und in Westsibirien. Wie lange er gelebt hat und wann er ausgestorben ist, läßt sich mit Sicherheit nicht angeben. In der Skelettbildung des Riesenhirsches fällt es nach Hescheler auf, daß die Extremitätenknochen gegenüber denen anderer Cerviden besonders massig erscheinen. Ebenso besitzen die vorderen Rückenwirbel Dornfortsätze von gewaltiger Länge. Auch haben sich bei ihm die gewaltigen Dimensionen im ganzen, in erster Linie die riesenhaften Verhältnisse des Geweihes beim Männchen in Proportion zu dem Riesenmaß des Leibes gesetzt.

Diese Besonderheiten stehen nach dem zitierten Gelehrten in Beziehung zu dem enormen Gewicht des Geweihes, das bei ganz großen Exemplaren nahezu 90 Pfund betragen kann; dieses bedingt entsprechende Nackenmuskeln und -bänder, die ihren Ansatz am Hinterkopf, an den Halswirbeln und den Dornfortsätzen der Rückenwirbel suchen müssen. So wird denn beim weiblichen Riesenhirschskelett der Halswirbel um ein Drittel schmäler, die Dornfortsätze der Rückenwirbel kürzer, und es fehlt unter anderem auf dem Schädeldache jene mächtige Knochenleiste, die sich beim männlichen Schädel zwischen den Ansatzstellen beider Geweihhälften erstreckt. Daß der Riesenhirsch sein Haupt stolz erhaben trug wie der Edelhirsch, darüber kann, nach Hescheler, kein Zweifel bestehen. Daß dem Halse aber auch eine große Beweglichkeit und Exkursionsfähigkeit zukam, das zeigt ebenso die Form der vorderen und hinteren Gelenkflächen der Halswirbelkörper: neben starker Wölbung resp. Vertiefung weisen sie eine auffällige Streckung in dorso-ventraler Richtung auf. — Es geht aus diesen anatomischen Befunden Hescheler's unzweideutig hervor, daß der Riesenhirsch trotz seiner gigantischen Gestalt und enormen Entfaltung seines Geweihes durchaus kein ungelenkiges, schwerfälliges Tier war, sondern sich seiner anatomischen Anlage entsprechend, leicht

und behend bewegen konnte. Das spricht schon von vornherein kaum für die Ansicht, daß sich bei ihm die Produktionskraft der tierischen Organismen erschöpft habe, so daß er auf den Aussterbeetat gesetzt war.

Während der schwedische Zoologe Lönnberg im Jahre 1906 der Verwandtschaft des Riesenhirsches mit dem Renntier das Wort redet, haben sich vorher namhafte Forscher, wie Rütimeyer, Pohlig, Lydekker, Rörig, Weber und Nehring für die Damhirsch-Natur desselben ausgesprochen. Namentlich hat Rütimeyer auf Grund einer sorgfältigen Vergleichung der Schädel- und Gebißcharaktere die nahe Verwandtschaft desselben mit dem Damhirsch vertreten. Dieser Auffassung möchte auch ich mich hier rückhaltlos anschließen. — Die Schaufeln starker Damhirsche aus freier Wildbahn in guten Gegenden erreichen nach Schäff oft wirklich imposante Dimensionen, die man nicht ahnt, wenn man nur das Durchschnittsdamwild aus kleinen Parks und zoologischen Gärten kennt. Ein vom Kaiser 1895 im Grunewald geschossener Kapitalschaufler zeigte eine Stangenhöhe, geradlinig gemessen, von 71 cm, eine Auslage von 94 cm und eine Schaufelbreite von 21 cm.

Auf den Berliner Geweihausstellungen haben die Damhirschgeweihe, welche aus den Revieren von Hessenstein stammten, nicht nur allgemeine Bewunderung gefunden, sondern sogar Erstaunen erregt. Sie zeichneten sich durch breite und starke, mit langen Enden versehene Schaufeln, sowie durch außergewöhnlich starke Stangen aus.

Von besonderem biologischen Interesse ist es, daß, wie Bergmiller mitteilt, die künstliche Beeinflussung der Geweihbildung beim Damwild eine besonders große ist, denn „wohl bei keiner anderen Hirschart geht die gute Fütterung so sehr ins Geweih wie beim Damwild; sodann vererbt sich die Anlage, gute Geweihe zu entwickeln, bei einem Damwildbestand in ganz auffälliger Weise.

Diese leichte Beeinflussung der Geweihbildung, namentlich der Entfaltung großer Schaufeln beim Damwild durch äußere Verhältnisse, hat für mich insofern ein besonderes Interesse, als mir dadurch ein Einblick gegeben wird in Vorgänge, die in der Vorwelt sich bei der Schaufelbildung des Riesenhirsches geltend gemacht haben können.

Eine für die Geweihbildung der in der Diluvialzeit lebenden Cerviden wichtige Mitteilung entnehme ich Goeldi. „Der Hirsch aus der Pfahlbauzeit weist eine durchschnittlich bedeutendere Größe, die oft die Höhe ansehnlicher Pferde übertraf, und ein reichlicher entwickeltes Geweih auf, aber, setzt Studer hinzu, derselbe war damals noch nicht in Forsten gehegt und in seiner freien Bewegung gehemmt, wie dies heutzutage der Fall ist. Erwähnenswert ist das häufige Vorkommen von Geweihen mit starker Ab-

plattung der oberen Teile der Stangen und bedeutender Expansion im Gebiete der Geweihkrone. In der Ausbildung solcher Besonderheiten stimmte übrigens der Pfahlbauhirsch unseres Wissens mit Hirschen aus dem Diluvium Rußlands und solchen aus den Torfmooren Irlands überein."

Es geht aus diesen Angaben hervor, daß in der Vorzeit die Neigung einer Abplattung des Geweihes auch bei dem Edelhirsch vorhanden war. Daraus schließe ich, daß es in den Einflüssen der Außenwelt lag, solche Geweih-Besonderheiten zu bewirken.

Schädel mit Geweih vom Riesenhirsch.

Nach einer photographischen Aufnahme[1]) des im Besitz der Naturhistorischen Abteilung des Provinzial-Museums zu Hannover befindlichen montierten Skeletts eines Riesenhirsches.

Wir wissen, daß das aus den Mittelmeerländern stammende Damwild, seinen Lebensgewohnheiten entsprechend, Wälder von parkartiger Beschaffenheit zu seinem Gedeihen bevorzugt. Der Damhirsch ist meiner Auffassung nach nicht in dem Sinne solch ausgesprochenes Waldtier wie der den geschlossenen Wald liebende Edelhirsch. Darauf beruht ja auch die vortreffliche Verwendung des Damhirsches als Parktier. Die Entstehung der Schaufelbildung führe ich auf diese Vorliebe für lichter bestandene Waldungen zurück. Daß die Schaufelbildung eine verhältnismäßig junge Erwerbung dieser Hirschart sein muß, leite ich aus dem Umstand ab,

1) Ich verdanke die Abbildung der Güte des Herrn Professor Dr. A. Fritze.

weil die Ausbildung der Schaufelbildung erst mit zunehmendem Lebensalter eintritt. Erst im 5. Lebensjahr trägt nach Bergmiller der Damhirsch ein Schaufelgeweih, dessen Schaufeln schon wesentlich verbreitert und mit mehr oder weniger langen, endenartigen Auswüchsen ausgezackt sind. Im freien Zustand steht der Sinn des Damhirsches aus dem gleichen Anlaß stets nach den Wiesen, von denen er selbst durch große Beunruhigung und schlimme Erfahrungen nicht abzubringen ist. Das Wiesengras ist dem Damwild die liebste und bekömmlichste, die Geweihbildung am meisten fördernde Äsung. Hierin erkenne ich biologische Ursachen, die auch bei der Entfaltung des gewaltigen Geweihes des Riesenhirsches wirkend waren. Bemerkenswert ist auch noch, daß das Damwild vorzugsweise die Ebene bewohnt und im Gebirge lange nicht so hoch hinaufgeht wie der Edelhirsch. Es liebt mit Wiesen und Feldern abwechselnden Wald und zieht im Sommer gern in das Getreide. Diese Eigenschaften kennzeichnen zur Genüge die Sinnesart des Damwildes, aus dem Waldgebiet in das offene, freie Gelände hinauszutreten.

Auch der Riesenhirsch kann, wie Nehring betont, kein Bewohner des dichten Urwaldes gewesen sein, das ergibt sich schon nach ihm aus der enormen Breite und dem eigentümlichen Bau seiner Geweihschaufeln; im Urwalde würde er nach dem gleichen Forscher mit seinem bis zu 14 Fuß in die Breite klafternden Geweih kaum von der Stelle gekommen und bald eine Beute seiner Verfolger geworden sein. Er war demnach nach Nehring offenbar ein Bewohner offener oder schwachbewaldeter Gegenden, wie sie während der postglazialen Steppenzeit in Mittel- und Westeuropa in großer Ausdehnung vorhanden waren; namentlich hat er die grünen Triften Irlands auch zahlreich bewohnt. Auch Kobelt schließt sich dieser Anschauung an, wenn er sagt: „Sumpfige Bruchgebiete waren offenbar sein Lieblingsaufenthalt, wie der des Ebers, und es mag mehr der sich ausdehnende Urwald gewesen sein, in dem er mit seinem riesigen Geweih sich nur schwer bewegen konnte, als die Verfolgung des Menschen, die ihn aus Deutschland vertrieb.

Für mich steht es fest, daß die Vorliebe der damhirschartigen Cerviden für den Aufenthalt in freiem Gelände die Veranlassung zur Schaufelbildung war. Diese einmal von der Natur eingeschlagene Entwicklungsrichtung führte beim Riesenhirsch zur extremen Bildung. Es müssen demnach äußere Einflüsse der Umwelt gewesen sein, die die gewaltige Schaufelbildung begünstigten und durch Korrelation der Organe zum Riesenwuchs bei diesen Cerviden führten. Zunahme der Vegetation in der Form geschlossener Wälder, die sich namentlich in Deutschland geltend machten, wurden verderblich für diesen Riesen, dessen durch Einhalten der Entwicklungsrichtung ausgebildete Riesenorganisation

dieser Einschränkung seiner Lebensgewohnheiten nicht gewachsen war. Äußere Einflüsse der Umwelt sind es demnach auch, die seiner Existenz eine Grenze setzten. Nun besteht für mich aber auf der anderen Seite kein Zweifel, daß die Ausrottung des Riesenhirsches schließlich durch den prähistorischen Menschen erfolgte. Als derselbe aber sein Vernichtungswerk ausführte, fand er in diesem Riesen aber bereits ein Geschöpf vor, dessen Existenz durch die Lebensverhältnisse der Umwelt bereits in Frage gestellt wurde. Der Mensch ist demnach nicht als die einzige, sondern als die ausschlaggebende Ursache seiner Ausrottung anzusehen, während Steinmann den Menschen als die allgemeine Ursache ansieht, die der allgemeinen Verarmung an größeren Tiere auf allen Festländern zugrunde liegt. In dieser Anschauung scheint mir der vortreffliche Gelehrte zu weit zu gehen. Ich erkenne vielmehr in den äußeren Lebensverhältnissen, deren Änderung gewaltige Wirkungen auf Organisation und Lebensweise der Organismen ausüben mußte, die Hauptursache des Aussterbens der Tiergeschlechter. Der Mensch der Vorwelt hatte demnach sozusagen: „Freies Spiel" zur endgültigen Vernichtung derselben. Dieser verfolgte nach Abel eine eigenartige Jagdmethode, indem er die Hirsche in die Sümpfe jagte, um sie leichter erlegen zu können. Das beweisen die aufgefundenen Knochen dieser Tiere in den irischen Torfmooren.

Hinzufügen möchte ich noch, daß ich in der Rassenbildung des Riesenhirsches, wie sie durch die Funde in den verschiedenen Ländern nachgewiesen wurde, ebenfalls die Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen wiedererkenne. Das reichbewaldete und durch die Zunahme seiner Wälder auf die Organisation dieser Hirsche einwirkende Deutschland zeitigte kleinere Exemplare mit langzackigem Geweih, während in Irland, wo der Riesenhirsch der Entwicklungsrichtung seiner Organisation entsprechende günstigere Lebensverhältnisse vorfand, das gewaltige Tier an Größe zunahm und besonders riesige Schaufelbildung seines Geweihes erkennen läßt.

In letzter Linie sind es demnach die Verhältnisse des Aufenthaltsortes und der Ernährungsbedingungen, die den Wuchs, die Entwicklung und schließlich die Vernichtung dieser Riesentiere verursachten. Auf den ausgedehnten Äsungsflächen Irlands fand demnach dieser Hirsch der Vorwelt den höchsten Ausdruck seiner Entfaltung.

Wie ich vorher schon erwähnte, muß die Entwicklung des Geweihes auf sexuelle Forderungen zurückgeführt werden. In dieser Auffassung folge ich derjenigen von Hoernes: „Die Vererbung durch Zuchtwahl erworbener Eigentümlichkeiten ist es zunächst, welche exzessive somatische Eigenschaften herbeiführt. Die sekundären Geschlechtseigentümlichkeiten können da in erster Linie in

Betracht kommen. Sobald sie einmal auftreten, werden sie leicht übertrieben, da sie jenen Individuen, bei welchen sie stärker entwickelt sind, stets den Vorrang bei der Bewerbung um das andere Geschlecht sichern. Das Geweih der Cerviden, die Wucherungen an Kopf und Bruststück der Lucaniden, die gewaltigen Incisive der Proboscidier liefern dafür gute Beispiele. Es ist kein Zweifel, daß die bei den meisten Hirschen eingetretene allmählich gesteigerte Entwicklung des Geweihes zunächst für dieselben vorteilhaft sein mußte. Sie konnte die Männchen nicht nur bei ihren Kämpfen untereinander, sondern auch bei der Abwehr von Feinden unterstützen. Als aber die Entwicklung des Geweihes über einen gewissen Grad hinausging, mußte dasselbe für seinen Träger nicht nur lästig, sondern geradezu gefährlich werden. *Cervus etruscus* und *Megaceros hibernicus* liefern Beispiele einer exzessiven Entwicklung des Geweihes, die für den Träger zweifellos schädlich wurde. Es mag sein, daß der irische Riesenhirsch durch die ausrottende Tätigkeit des Menschen sein Ende fand, aber auch dann ist dieses Ende herbeigeführt oder doch beschleunigt worden durch das ungeheure Geweih, welches seinem Träger die Flucht in die Waldungen unmöglich machte.“ —

Daß es sich bei der Geweihbildung des Riesenhirsches tatsächlich um eine in das extreme geführte Entwicklung handelt, die nicht mehr durch ihre ursprüngliche sexuelle Aufgabe befestigt war, sondern ausartete, beweist für mich die Tatsache, daß, wie Hescheler hervorhebt, die Geweihhälften bei ein und demselben Individuum mehr oder weniger stark voneinander abweichen.

In vorstehenden Ausführungen hoffe ich den Beweis erbracht zu haben, daß wir in der Verfolgung paläobiologischer Probleme durch die Heranziehung lebender Vertreter verwandter Tierarten eine tiefere Einsicht in den Bau und die Lebensweise ausgestorbener Geschöpfe erhalten. Es sollte mir große Freude bereiten, dadurch Anregung zur Aufnahme weiterer Forschungen auf diesem Gebiete gegeben zu haben.

Beiträge zur Ameisenbiologie.

Von **Heinr. Kutter**, Zürich.

Von dem Gedanken ausgehend, daß jegliches wissenschaftliches Forschungsresultat nur dann dazu geeignet ist, ein möglichst einwandfreies Bild des erforschten Gebietes zu geben, wenn es sich auf möglichst viele, wenn auch unscheinbare Detailkenntnisse stützen kann, habe ich mich entschlossen, die nachfolgenden Beobachtungen und

Funde zu publizieren. Viel neues ist nicht dabei, doch glaube ich, daß die folgenden Ausführungen insofern Interesse erwecken dürften, als die meisten sich auf Gebiete erstrecken, welche immer noch ihrer endgültigen Aufklärung und Beurteilung harren.

A.

Über das Auftreten von Pseudogynen bei *Formica rufa* L.

Seit vielen Jahren waren wir Zürchermyrmekologen Dr. Brun, Emmelius und ich daran gewöhnt, das nötige Tiermaterial, wenigstens zu einem großen Teile, für unsere Versuche in Garten und künstlichen Beobachtungsapparate, einer äußerst volkreichen und lebenskräftigen *rufa*-Kolonie im Zollikerwald, in der Nähe der Stadt, zu entnehmen. Das Hauptnest der betreffenden Kolonie lag am Waldrande und schaute nach Südwesten. Zahlreiche und stattliche Zweignester unterhielten einen lebhaften Verkehr mit dem schon alten, aber immer noch sehr volkreichen Stammneste. Wir entnahmen jedoch meist den eben erwähnten Nebennestern unsere Versuchstiere aus dem einfachen Grunde, weil sich dieselben leichter nach Königinnen und Brut untersuchen ließen. Nie trafen wir auf Pseudogynen, worauf wir stets besonders achteten, vor allem da wir Jungen, Emmelius und ich dieselben erst aus Abbildungen und ihrem Namen nach kannten. Was wir bei unsern zahlreichen Durchsuchungen, auch des Hauptnestes, an Gästen fanden, beschränkte sich im wesentlichen auf kleine Staphyliniden (*Myrmidonia*, *Nototheeta*, *Xantholinus* etc.), Histeriden u. s. w., also vor allem Synechthren und Synoeken. Niemals stießen wir jedoch auf *Atemeles*. Auch nicht in den *Myrmica*-Nestern der Umgebung. Dagegen fanden wir in der Nähe in einigen *Sanguinea*-Kolonien *Lomechusa*.

Im Laufe des Jahres 1913 traten nun plötzlich eine Unmenge von Pseudogynen auf, und zwar handelte es sich vor allem um Mesopseudogynen, Makropseudogynen wurden keine gefunden. Ich besitze aus jener Pseudogynenperiode 48 Exemplare in meiner Sammlung, von welchen nur 2 Tiere reine Arbeiter sind, während sich alle andern durch eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Hypertrophie des Thoraxrückens als typische Pseudogynen erweisen.

Nun hatten wir ganz besonders in jenem Jahre wiederholt die Kolonie heimgesucht und zwar beinahe mit einer katastrophal wirkenden Rücksichtslosigkeit. Schon im März wurden etliche Säcke voll Tiere fortgetragen. Vor allem aber war der 10. Mai für die betreffende Kolonie ein Unglückstag, indem wir nämlich an diesem Tage dem Hauptneste zwei große Säcke voll Tiere mit Brut entnahmen, welche zu Studienzwecken im Garten von Dr. Brun ausgesetzt wurden.

Im gleichen Jahre nun trat die plötzliche, gewaltige Pseudogynenbildung auf, und zwar fast ausschließlich in dem von uns am meisten heimgesuchten Hauptneste!

Vergegenwärtigen wir uns die Situation in der sich die Kolonie in diesem Jahre befand. Durch wiederholten und oft in großem Maßstab betriebenen Raub verlor die sonst mächtige und blühende Kolonie, welche gewissermaßen die Stellung einer militärischen Großmacht, menschlich ausgedrückt, innehielt und der Schrecken für alle anderen Ameisen war, die sich in der Umgebung ansiedeln wollten, mit einem Schlage einen großen Teil ihrer Bedeutung. Nicht nur mußte sie ganz mechanisch, durch die wesentlich verringerte Arbeiterzahl veranlaßt, ihren äußeren Einflußkreis verringern, sondern es mußte bald auch an Arbeitskräften mangeln, den völlig durchwühlten, riesigen Haufen wieder aufzubauen, die umhergestreute Brut zusammenzutragen und zu sortieren, Nahrung zu suchen für die Unmenge von Brut, welche in den unteren Etagen zurückgeblieben war etc. Der sprichwörtliche, unermüdliche Fleiß der übrig gebliebenen Arbeiter überwand zwar diese plötzlichen gesteigerten Anforderungen in relativ kurzer Zeit; aber eines konnte er nicht mehr ersetzen: die verlorene, einflußreiche Bedeutung früherer Jahre.

Wie ist nun das plötzliche, massenhafte Auftreten von Pseudogynen zu erklären? Auffallend ist vor allem die ungeheure Menge der pathologisch veränderten Tiere. Wenn das Verhältnis der Anzahl der reinen Arbeiter zu der Zahl der Pseudogynen meiner Sammlung wirklich auch für die Tiere des natürlichen Nestes zutrifft, so wären also beinahe 96% der Gesamtbevölkerung pseudogynenhaft mißbildet! Dies ist aber wahrscheinlich doch etwas zu hoch gegriffen. Fernerhin ist beachtenswert, daß im Jahre darauf keine Pseudogynen mehr auftraten.

Daß die Pseudogynenbildungen nicht blastogenen Ursprungs sind, scheinen meines Erachtens wenigstens für unsere Ameisen die Versuche von Viehmeyer[1]) und Wasmann[2]) direkt, auf dem Wege des Experiments, zu beweisen. Deshalb scheint auch für unsern Fall die Annahme, daß die Ameisen ihren Brutpflegeinstinkt zu regulieren vermögen, für vollauf berechtigt. Da in unserer Kolonie jedoch nie *Atemeles* gefunden wurden, trotzdem dieselbe während mehrerer Jahre von uns besucht wurde, kann wohl die plötzliche, nur einmalige, zugleich aber sehr stark auftretende Pseudogynenbildung nicht ursächlich mit der Anwesenheit von Gästen (in unserem Falle *Atemeles*) zusammenhängen, sondern wahrscheinlich zum Teil mit einer instink-

1) Experimente zu Wasmann's Pseudogynen-Lomechusatheorie und andere biologische Beobachtungen. Allgem. Zeitschr. f. Entomol., Bd. 9, p. 334—344, 1904.

2) Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. III. Teil, p. 63, 1909.

tiven nachträglichen Umzüchtung von Larven zu Arbeitern, die früher für den Weibchenstand bestimmt waren. Da die Kolonie die meisten ihrer Königinnen nach unserm Raubzug noch besaß, so wird es sich wohl kaum um eine zu spät versuchte Umzüchtung von Arbeiterlarven zu Königinnen handeln. Eine instinktive Umzüchtung ist auch ziemlich begreiflich, da ja die Kolonie plötzlich eine riesige Menge von Arbeitskräften verloren hatte, anderseits aber die Anforderungen, welche an die zurückgebliebenen Arbeiter gestellt wurden, mit einmal sich ganz bedeutend vergrößerten.

Dabei bleibt nun aber doch offenbar auch die fernere Möglichkeit offen, daß nämlich, wie Wheeler es in seiner Arbeit: „The Polymorphisme of Ants" (1907) ausführt, die Pseudogynen als Kümmerformen zu betrachten sind, welche durch bloße Vernachlässigung der weiblichen Larven entstanden seien. Es ist nun wohl möglich, daß viele Larven, die zu weiblichen Geschlechtstieren auferzogen werden sollten, während der ersten Tage nach dem gewaltsamen Eingriff unsererseits in den blühenden Staat, ungewollt teilweise vernachlässigt wurden, indem die wenigen Arbeiter nicht mehr so viel Nahrung herbeizuschaffen vermochten wie früher, vorausgesetzt natürlich, daß die Umzüchtung der Larven lediglich mit der Regulation der zugeführten Nahrungsmenge bewerkstelligt werden kann. Dies scheint mir aber sehr unwahrscheinlich, denn die Erfahrung lehrt uns, daß bei bloß verminderter Nahrungszufuhr keine Pseudogynen sondern die bekannten Hungerformen entstehen. So konnte ich z. B. durch beabsichtigten Lebensmittelentzug einige *Formica fusca* heranzüchten, deren Länge nur 3 mm beträgt. — Auch würden, wenn Wheeler's Anschauung richtig wäre, alle Pseudogynen nur auf einer Verkümmerung von weiblichen Larven beruhen, und es wäre ihre Entstehung aus Arbeiterlarven undenkbar. — Wir müssen vielmehr noch andere Faktoren als bloß Quantität und Qualität der den Larven gereichten Nahrung in Betracht ziehen, um die Entstehung der verschiedenen normalen und pathologisch veränderten Formen verstehen zu können. Art der Bespeichelung, Temperatur, Feuchtigkeit etc. werden sicherlich von nicht zu unterschätzendem Einfluß auf die Entwicklung der Larven sein. Je nach dem Zusammenspiel all dieser Faktoren wird sich die Larve so oder anders herausbilden. Ein anderer Einwand gegen die zwei eben erwähnten Erklärungsversuche findet natürlich eine Stütze in der ungeheuren Zahl der auftretenden Pseudogynen, indem mit Recht darauf hingewiesen werden könnte, daß nicht eine solche Unmenge von Larven ursprünglich zu weiblichen Geschlechtstieren aufgezogen werden sollte. In voller Anerkennung dieses Einwandes sei doch auch darauf hingewiesen, daß gerade *Formica rufa* oft eine unglaublich große Zahl von Weibchen besitzt und aufzuziehen vermag. Dies

wird vor allem auch in blühenden, lebenskräftigen Kolonien, wie die unsrige, der Fall sein.

Übrigens erwähnt auch Viehmeyer[3]) in einer Arbeit über die sächsische Ameisenfauna (1915) eine große Zahl pseudogynenhaltiger *sanguinea*- und *rufa*-Kolonien, ohne daß er die jeweils in Betracht kommenden Gäste (*Lomechusa* resp. *Atemeles*) in den erwähnten Kolonien fand. Die Beobachtungen Viehmeyer's scheinen jedoch nicht absolut für jedes Fehlen von Gästen zu sprechen. Mein Fall steht insofern etwas abseits, als hier künstliche Eingriffe Situationen in der Natur schafften, welche wohl sehr selten auf natürliche Weise entstehen dürften. Allerdings bedarf meine Beobachtung noch der einwandfreien, exakten Kontrolle, und bis dahin soll sie nun als Anregung zur weiteren Untersuchung dienen, ob die Ameisen nicht auch auf diesem Wege zur Aufzüchtung von Pseudogynen veranlaßt werden könnten. Als Versuchskolonien kämen hierbei aber wahrscheinlich nur sehr große und individuenreiche Kolonien in Betracht.

Ohne Zweifel steht, mit Reichensberger[4]), „Pseudogynenzucht im engsten und ursächlichsten Zusammenhang mit dauernder *Lomechusa*- resp. *Atemeles*-Zucht". Daneben mögen aber abnorme Ursachen, wie es bei meinem Falle zu sein scheint, ebenfalls Pseudogynenbildung veranlassen; Ursachen, deren Wesen bis zum Vorliegen von reichlicherem Material noch nicht völlig abgeklärt sein dürfte.

B.

Zur Koloniegründung von *Formica rufa* L.

Im April 1906 war es Wasmann vergönnt zum ersten Male bei Luxemburg natürlich gemischte Kolonien *rufa-fusca* zu entdecken und deren Bedeutung zu erkennen. Seither häuften sich die Berichte solcher Kolonien von Jahr zu Jahr immer mehr, so daß man heute, gestützt auf das viele Material, imstande ist, die Verhältnisse der Koloniegründung von *Formica rufa* s. str. beinahe lückenlos zu übersehen. Deshalb bringen auch die Funde, welche ich bei Gelegenheit eines kurzen Aufenthaltes in Zermatt im Sommer 1917 machte, an und für sich nichts Neues mit sich; sie bestätigen vielmehr durch ihre Zahl die gewonnenen Ansichten aufs trefflichste. Es sei noch erwähnt, daß es Wheeler im Sommer 1909 gelang, solche Kolonien zum ersten Male für die Schweiz in Zermatt und im benachbarten Turtmanntale nachzuweisen. Die große Zahl von *rufa-fusca*-Kolonien, welche ich in der Umgebung von Zermatt fand,

3) Zur sächsischen Ameisenfauna. Abhandl. naturw. Ges. Isis, Dresden 1915, S. 61—64.

4) Beobachtungen an Ameisen II. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. XIII, Heft 7/8, p. 145—152, 1917.

und die vielen Beobachtungen, welche mit dieser Frage zusammenhängen, vermochten ein vortreffliches Bild zu geben von den mannigfachen Gefahren, welche den jungen *rufa*-Weibchen nach ihrer Befruchtung auflauern, der Hartnäckigkeit dieser jungen zukünftigen Stammütter, mit welcher sie ihr festgesetztes Ziel verfolgen, bis es ihnen gelingt, in einem *fusca*-Neste Unterschlupf und Pflege zu finden. Zugleich aber vermochte ich mich auch von der relativen Häufigkeit dieser Adoptionskolonien zu überzeugen, vor allem in den hochgelegenen Alpweiden, wo es von *fusca* wimmelt, und nur hie und da noch ein altes *rufa*-Nest sich findet, deren junge Königinnen während der wenigen warmen Sommertage eine neue Heimat suchen bei den zahlreichen benachbarten *fusca*-Kolonien, um dieselben für die Aufzucht der künftigen eigenen Brut zu gewinnen.

Ich nahm mir die Mühe, einen ganzen Tag lang eine nach Süden gerichtete, 2000—2300 m hoch liegende Fläche von etwa 300 m im Geviert einer Alpweide systematisch nach solchen natürlich gemischten *rufa-fusca*-Kolonien abzusuchen, daneben auch um einen sichern Einblick in die Ameisenfauna jener Höhen zu erlangen. Während dieser Zeit vermochte ich nun auf der erwähnten Fläche nicht weniger als 5 *rufa-fusca*-Kolonien 1. Stadiums nachzuweisen, während nur ein einziges *rufa*-Nest in dem untersuchten Bezirke lag. Zudem waren die jungen Geschlechtstiere dieser Kolonie noch nicht ausgeschwärmt, so daß die zahlreichen jungen *rufa*-Weibchen, welche überall herumliefen, andern, weiter entfernt liegenden Kolonien entstammen mußten. Neben den erwähnten 5 Adoptionskolonien konnten nun sozusagen noch alle Zwischenstadien beobachtet werden, von dem Befruchtungsmoment an bis zur Aufnahme bei *fusca*. Fünfmal sah ich je eine junge *rufa*-Königin aufgeregt, aber doch vorsichtig am Nesteingang einer *fusca*-Kolonie sich zu schaffen machen. Wie sie sich schon vor den fremden Arbeitern in Verteidigungsstellung versetzten und mit denselben aufs heftigste kämpften, aber sich doch stets unverdrossen den *fusca*-Nestern wieder näherten. Zweimal fand ich ein *rufa*-Weibchen im heftigsten Kampfe verwickelt mitten im *fusca*-Neste; und die Leichen dreier *rufa*-Weibchen in drei weiteren *fusca*-Nestern zeugten von harten Kämpfen. Die *fusca* besaßen in allen diesen Fällen noch ihre eigenen Weibchen.

Alle diese Beobachtungen wurden auf der erwähnten verhältnismäßig kleinen Fläche gemacht. Wie groß mußte die Zahl der *rufa-fusca*-Kolonien auf dem ganzen riesigen Gebiete der ausgedehnten Alpweiden sein!

C.

Ein „Friedhof" von *Formica rufa*.

Bei einem kleinen Ausflug im Juni 1917 nach Glattfelden (Kt. Zürich) mit einigen Kameraden aus der Grenzbesetzung stießen

wir längs eines Waldrandes auf der Straße nahe beim Dorfe plötzlich auf ein ungeheures Leichenfeld von *Formica rufa*. Die toten Tiere bedeckten auf einer Strecke von ca. 25 m die Straße in einer Breite von etwa 1,5 m! Viele Tausende von Tieren mußten hier liegen, denn ihre Körper deckten den Boden beinahe zu. Was aber am meisten auffallen mußte, war die ungeheure Menge von völlig entflügelten toten Königinnen, welche sich unter den toten Arbeitern befanden. Ich nahm mir aufs Geratewohl eine Zündholzschachtel voll der Tiere mit und fand in dem mitgenommenen Material 50 tote Königinnen mit nur 121 Arbeiterkadavern, woraus sich beinahe ein Verhältnis von 1 : 2,5 ergibt! Daneben fanden sich noch Fliegen-, Spinnen- und Käferteile etc. Offenbar benutzten die Ameisen einer riesigen Kolonie, welche sich am Abhang ca. 50 m über der Straße befand, dieselbe als ihren „Friedhof" und Kehrichtplatz. Es waren jedoch nur ganz vereinzelte lebende Tiere zu sehen, welche auf ihren toten Schwestern herumliefen.

Eine befriedigende Erklärung dieser unglaublichen Menge von toten Königinnen konnte ich bis heute noch nicht finden, vor allem da kein einziger Flügelüberrest, noch Teile von Männchen gefunden werden konnten. Auch zeigen sämtliche Weibchen keine Spur mehr von Flügelstummeln.

Bemerkungen zur neuen Auflage von K. Escherich „Die Ameise"[1].

(Zugleich 229. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen.)

Von E. Wasmann S. J., Valkenburg.

Die erste Auflage dieses im ganzen vortrefflichen Buches, das eine kurze Zusammenfassung der Ameisenbiologie darstellt, wurde vom Referenten im Biolog. Zentralblatt 1906 (S. 801—806) eingehend besprochen. Nun ist nach 11 Jahren die zweite, dem heutigen Stande unserer Ameisenkunde entsprechend vermehrte und verbesserte Auflage erschienen. Das Manuskript wurde bereits am 31. Juli 1914, am Tage vor Beginn des Weltkrieges, abgeschlossen; der Druck begann im Sommer 1916. Daher kommt es wohl, daß die 1915 und 1916 erschienenen neuen Publikationen nur zum Teil, und zwar recht ungleich berücksichtigt wurden. (Man vergleiche z. B. die Literaturverzeichnisse des 2., 4. und 8. Kapitels mit dem weiter fortgeschrittenen des 10. Kapitels.) Bei

1) Schilderung ihrer Lebensweise. Zweite verbesserte und vermehrte Auflage. 8°, XVI, 348 S. Mit 98 Abbildungen im Text. Braunschweig 1917, Vieweg. Preis Mk. 10, geb. Mk. 12.

dem riesigen Anwachsen der biologischen Ameisenliteratur im letzten Jahrzehnt war es selbstverständlich nicht leicht, für den Zweck der Neubearbeitung dieses Kompendiums die richtige Auswahl zu treffen, zumal der Verfasser seit einer Reihe von Jahren einem neuen Tätigkeitsfelde, der angewandten Entomologie, sich zugewandt hat, das seine ganze Arbeitskraft in Anspruch nahm. Vielleicht hätten manche gewünscht, daß die neue Auflage von Escherich's „Ameise" nach dem Vorbilde des weitschichtiger angelegten Werkes von W. M. Wheeler „Ants, their structure, development and behavior" (New-York 1910) umgestaltet worden wäre. Aber auch abgesehen davon, daß dem Verfasser hierfür nicht die nötige Zeit zu Gebote gestanden hätte, wäre dadurch die Eigenart des Escherich'schen Buches aufgehoben worden, die gerade in der knappen, übersichtlichen Darstellung der Forschungsergebnisse liegt und durch die am Schlusse der einzelnen Kapitel beigefügten Literaturverzeichnisse an praktischer Brauchbarkeit gewinnt. Wer über die betreffenden Fragen sich näher unterrichten will, findet daselbst meist reichliches Material zitiert. Es ist daher keineswegs zu bedauern, daß Escherich's „Ameise" im wesentlichen geblieben ist, was sie war.

Die dem Zwecke des Buches entsprechende frühere Anordnung des Stoffes ist beibehalten worden. Zuerst werden Morphologie und Anatomie der Ameisen kurz behandelt, dann ihr Polymorphismus, ihre Fortpflanzung, der Nestbau, die Ernährung, verschiedene Lebensgewohnheiten, die Beziehungen der Ameisengesellschaften zueinander und zu anderen geselligen Insekten (soziale Symbiose), die Beziehungen der Ameisen zu nichtsozialen Tieren (individuelle Symbiose, Myrmecophilie), die Beziehungen der Ameisen zu den Pflanzen und endlich die Psychologie der Ameisen. Anhang I bespricht die Ameisen als lästige Haus- und Gartenbewohner und ihre Bekämpfung, Anhang II gibt eine systematische Übersicht über die in Deutschland heimischen Arten dieser Familie.

Der Text des Buches ist von 232 Seiten auf 348 vermehrt, die Zahl der Abbildungen von 68 auf 98; nicht wenige der neuen Abbildungen sind dem Buche von Wheeler entnommen. Am ausgiebigsten umgearbeitet und vermehrt wurden die Abschnitte über die soziale Symbiose (Kap. VII), über die Beziehung der Ameisen zu den Pflanzen (Kap. IX) und über die Psychologie der Ameisen (Kap. X). Letzterer Abschnitt ist von Dr. R. Brun (Zürich) neu bearbeitet worden, der systematische Anhang II, die Bestimmungstabelle der einheimischen Ameisen, von H. Viehmeyer (Dresden).

Einige kritische Bemerkungen mögen hier folgen, die sowohl dem Leser des Buches als auch dem Verfasser für eine neue Auflage dienlich sein können.

Im Abschnitt über „Untersuchungsmethoden" wird, wie schon in der ersten Auflage, so auch hier (S. 15) mit Recht Nachdruck auf den Satz gelegt: „Die Grundlage der Ameisenforschung muß stets die genaue Beobachtung der normalen Lebensgewohnheiten der Ameisen — sei es draußen oder im künstlichen Nest — bilden." Durch die Vernachlässigung der Beobachtung und einseitige Überschätzung des Experiments sind ja Albrecht Bethe (1898) und neuerdings Hans Henning (1916) auf vollständig irreführende Fährten in der Ameisenpsychologie geraten. Aber die lange, jetzt neu beigefügte Anmerkung von Rudulf Brun legt doch etwas zu einseitig Gewicht auf die direkte Beobachtung in freier Natur und unterschätzt die durch künstliche Versuchsnester gewonnenen Ergebnisse, denen die Ameisenbiologie eine Menge wichtiger und kritisch gesicherter Kenntnisse zu verdanken hat. Nicht einmal für die Frage der Koloniegründung der parasitischen und der sklavenhaltenden Ameisen, auf die jene Ausführungen hauptsächlich sich beziehen sollen, haben sie volle Geltung. Die mittelst künstlicher Nester angestellten Versuche hierüber von Emery, Santschi, Wasmann, Wheeler u. s. w. haben uns vielfach den Weg gewiesen, auf dem das Zustandekommen der betreffenden gemischten Kolonien in freier Natur zu erklären ist. Insbesondere die gewaltsame Beseitigung der *fusca*-Königin durch die aufgenommene *Polyergus*-Königin (Emery) oder durch die aufgenommene *rufa*-Königin (Wasmann) ist ein Vorgang, den wir in freier Natur niemals hätten beobachten können, obwohl er dort auch sicherlich in manchen Fällen vorkommt.

In noch höherem Grade hat sich der Wert der Beobachtungen und Versuche mittelst künstlicher Nester auf anderen Gebieten der Ameisenbiologie erprobt. Was wüßte man ohne sie beispielsweise über die näheren Beziehungen der Ameisen zu ihren Gästen, namentlich über die Beleckung und Fütterung der Symphilen und die Erziehung ihrer Larven durch die Ameisen? So gut wie nichts. Selbstverständlich müssen den Ameisen in den Beobachtungsnestern möglichst natürliche Existenzbedingungen geboten werden, und die Umstände, die in der Gefangenschaft eine Veränderung des Verhaltens der Ameisen herbeiführen, müssen aufgedeckt und in Rechnung gezogen werden. Zahlreiche Beispiele hierfür wird man in der 2. Auflage meiner Schrift Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (Nr. **164**, Stuttgart 1909) finden [2]).

In manchen Fällen ist es leicht, in anderen schwer, die Übereinstimmung zwischen den natürlichen und den künstlichen Verhältnissen herzustellen. So ist beispielsweise die kritische Prüfung

2) Im Literaturverzeichnis des 10. Kapitels bei Escherich S. 315 ist nur die 1. Aufl. (von 1899) zitiert, in jenem der Einleitung S. 18 und in jenem des 8. Kapitels S. 253 dagegen die 2. Aufl.

des ursächlichen Zusammenhangs zwischen der Erziehung der *Lomechusa*-Larven und der Entwicklung der Pseudogynen bei *Formica sanguinea* in künstlichen Versuchsnestern nahezu aussichtslos, weil diese Ameisen in den künstlichen Nestern ohnehin fast immer nur Arbeiterinnen aus den befruchteten Eiern der Königin erziehen, aber keine Weibchen. Daher kann hier schwerlich das Problem geprüft werden, ob die Pseudogynenerziehung auf einer Mischung von Arbeitererziehung und Weibchenerziehung beruht. Ich habe hierauf bereits 1909 (Nr. **168**, Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, S. 69) aufmerksam gemacht. Dagegen haben die umfangreichen Statistiken in freier Natur, die ich mit 410 *sanguinea*-Kolonien bei Exaten 1895—1899 und mit 40 *sanguinea*-Kolonien bei Luxemburg 1904—1906 durchführte, die überzeugendsten Beweise für den ursächlichen Zusammenhang der Pseudogynenerziehung mit der Larvenerziehung von *Lomechusa* geliefert. Namentlich gilt das von der Exatener Statistik, die ich 1915 eingehend veröffentlichte in der Arbeit Nr. **205**: Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*[3]) (S. 258—321). Leider ist auf diese Arbeit in der neuen Auflage von Escherich's Buch nirgendwo Bezug genommen, weder im Abschnitte, der über die Pseudogynentheorie handelt (Kap. II, S. 69), noch in demjenigen über die Myrmecophilie (Kap. VIII, S. 246); sie fehlt auch in den betreffenden Literaturverzeichnissen, obwohl jenes des X. Kapitels auch eine Reihe erst 1916 erschienener Arbeiten enthält.

Derjenige Abschnitt, der in der neuen Auflage Escherich's wohl am reformbedürftigsten blieb, ist das VIII. Kapitel über die individuelle Symbiose der Ameisen mit anderen, nichtsozialen Arthropoden oder über die Myrmecophilie. Für die Anerkennung, die der Verfasser den Forschungen und Arbeiten des Referenten auf dem Gebiete der Myrmecophilenkunde an mehreren Stellen dieses Kapitels (S. 230 und 251) ausspricht, sei ihm hier ausdrücklich Dank gesagt. Durch die große Zahl dieser Arbeiten, die 1916 schon 220 betrug, wurde es, wie der Verfasser (S. 253) bemerkt, unmöglich, alle anzuführen, und er könne deshalb nur die wichtigsten nennen. Sein Literaturverzeichnis derselben reicht aber überhaupt nur bis 1912, und hier fehlen schon hauptsächliche, zusammenfassende Arbeiten, wie der auf dem 1. Internat. Entomologenkongreß 1910 gehaltene Vortrag Die Ameisen und ihre Gäste (Nr. **184**), der sogar im Smithsonian Report für 1912 Aufnahme gefunden hat. Ebenso fehlen auch eine Reihe wichtiger Arbeiten über Myrmecophilen von Mann, Reichensperger, Silvestri, Wheeler u. s. w., während eine Arbeit von so zweifelhaftem Werte

3) Zeitschr. f. wiss. Zool. CXIV, Heft 2, S. 233—402, mit einer statistischen Karte und zwei photographischen Doppeltafeln.

wie jene von K. H. Chr. Jordan über *Lomechusa* und *Atemeles* (1913) besonders berücksichtigt worden ist.

Es ist anzuerkennen, daß an manchen Stellen dieses Kapitels wertvolle, neue sachliche Ergänzungen, meist in Anmerkungen, hinzugekommen sind. Es wäre jedoch von großem Vorteil für das Buch gewesen, wenn der Verfasser auch seine Grundanschauungen über das Wesen der Myrmecophilie und insbesondere der Symphilie einer nochmaligen Prüfung unterzogen hätte. Das war um so eher zu erwarten, da der Verfasser die betreffenden Arbeiten in seinem Literaturverzeichnis anführt. Aber es ist hierin alles beim alten geblieben wie 1906.

Escherich teilt (S. 231) die Beziehungen der Ameisen zu den Myrmecophilen immer noch ein in „aktive Beziehungen", in denen die Ameisen die aktive Rolle spielen, wozu er nur die Trophobiose rechnet; und in „passive Beziehungen", in denen die Ameisen die passive Rolle spielen, „oder wenigstens primär gespielt haben"; hierher rechnet er alle anderen Beziehungen der Myrmecophilen zu ihren Wirten. In dem neuen Zusatz „oder wenigstens primär gespielt haben" ist ein kleiner Fortschritt zu bemerken, indem zugegeben wird, daß gegenwärtig auch viele Symphilen von den Ameisen aufgesucht werden. Zum Verständnis der primären Verhältnisse wäre es jedoch erforderlich gewesen, auf die mutmaßliche Stammesgeschichte der Symphile kurz einzugehen und die verschiedenen Entwicklungswege derselben auf Grund der Arbeiten des Referenten zu erwähnen. Das echte Gastverhältnis kann sich nämlich morphologisch aus einem ursprünglichen Trutztypus entwickelt haben oder aus einem ursprünglichen Mimicrytypus oder aus einem ursprünglichen indifferenten Typus; biologisch aus einer ursprünglichen Synechthrie oder aus einer ursprünglichen Synoekie oder sogar aus einem ursprünglichen Parasitismus. Die verschiedenen Entwicklungswege der Symphilie speziell bei den dorylophilen Staphyliniden wurden vom Referenten 1916 behandelt [8]); hier kommen drei verschiedene Entwicklungswege in Betracht, aus dem Mimicrytypus, dem Trutztypus und dem indifferenten Typus. Bei den symphilen Paussiden und Hysteriden handelt es sich dagegen nur um einen morphologischen Entwicklungsweg, aus einem ursprünglichen Trutztypus, der jedoch biologisch bei den Paussiden der Synechthrie, bei den Hysteriden vorwiegend der Synoekie diente. Bei den Clavigerinen hat die Entwicklung der Symphilie wohl nur aus einer ursprünglichen Synoekie stattgefunden, u. s. w.

Daß im Wesen der Symphilie mehr liegt als ein bloßer Parasitismus oder Commensalismus (S. 231), ist vom Verfasser

8) Nr. 218: Neue Anpassungstypen bei den Dorylinengästen Afrikas (Zeitschr. f. wiss. Zool. CXVII, 2. Heft, S. 257—360, mit 4 photograph. Doppeltafeln). Kap. 11. S. 323—328.

immer noch nicht berücksichtigt worden, obwohl durch zahlreiche Arbeiten des Referenten längst gezeitigt worden war, daß in der Symphilie ein wirkliches Gegenseitigkeitsverhältnis, also ein Element der echten Symbiose liegt[5]). Die Gegenleistung der Symphilen, das „Kostgeld", das sie für ihre gastliche Behandlung zahlen, ist eben die Annehmlichkeit, der Genuß, den die Wirte durch die Beleckung der Exsudatorgane der Symphilen erhalten. Daß die Gastpflege in manchen Fällen zum Bankerott der Wirtskolonien führen kann (die Pflege der *Lomechusini* und ihrer Larven) ändert nichts an dem Gegenseitigkeitsverhältnis, auf welchem die Symphilie beruht. In der von Escherich (S. 253) zitierten Arbeit des Referenten „Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie" (Nr. 173, Biolog. Zentralbl. 1910, Nr. 3—5) hätte sich hinreichende Aufklärung hierüber gefunden. Sie blieb jedoch völlig unbenutzt, wie die folgenden Zitate zeigen.

„Die Symphilie bedeutet (wenigstens in weitaus den meisten Fällen) für die Ameisen eine soziale Krankheit, wie etwa die Opiumsucht für die Menschenstaaten" (S. 246) — also genau wie 1906 (S. 171)! Aus einem bloßen Vergleich, der wohl für populäre Kreise anziehend sein mag, wird also immer noch eine wesentliche Gleichheit gemacht. Das ist doch keine wissenschaftliche Erklärung. Tatsächlich ist die Ähnlichkeit beider Erscheinungen nur eine ganz entfernte und oberflächliche, die gegenüber den weitaus größeren Verschiedenheiten derselben zurücktritt. Nur für wenige Fälle ist bisher überhaupt die Schädlichkeit der Symphilie für die betreffenden Wirtskolonien nachgewiesen, nämlich für die Larvenpflege der *Lomechusini* in höherem, und für den Brutparasitismus der *Paussidae* in geringerem Grade. Daß die Symphilie allgemein oder wenigstens in weitaus den meisten Fällen für die Ameisen eine soziale Krankheit bedeute, ist schon aus diesem Grunde ungefähr das Gegenteil von der Wahrheit.

Ebenso unverändert sind auch die Ausführungen über die Beziehungen der Symphilie zur Selektionstheorie geblieben (S. 247). Es ist schwer begreiflich, wie noch 1917 die oberflächliche Behauptung ohne weiteres wiederholt werden konnte, Wasmann's „Symphilieinstinkt" der Ameisen sei gleichwertig mit einem „Opiuminstinkt" der Menschheit. Referent hatte doch in zahlreichen Arbeiten, besonders in der obenerwähnten von 1910 (Über Wesen und Ursprung der Symphilie) auf Grund der Prinzipien der Deszendenztheorie den bisher unwiderlegten Nachweis geführt, daß es bei verschiedenen Ameisenarten (bezw. Rassen) verschiedene, zwar aus

---

5) Im neuen Handwörterbuch der Naturwissenschaften von Korschelt hat A. Reichensperger der Symphilie ihren richtigen Platz im Artikel „Symbiose" angewiesen (Bd. IX, 1913, S. 927).

der gemeinsamen Wurzel des Brutpflege- und Adoptionsinstinkts entspringende, aber in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung spezifisch differenzierte und erblich fixierte Symphilieinstinkte gibt. So ist beispielsweise der Symphilieinstinkt bei *Formica fusca* nur auf *Atemeles emarginatus* und dessen Larven eingestellt, bei *F. rufibarbis* nur auf *At. paradoxus* und dessen Larven, bei *F. sanguinea* nur auf *Lomechusa strumosa* und deren Larven sowie auf *At. pubicollis Foreli* und dessen Larven, bei *F. truncicola* auf *At. pubicollis truncicoloides* und dessen Larven u. s. w. Wo bleibt da die oberflächliche Parallele mit einem „Opiuminstinkt der Menschheit"? Mit derartigen populären Vergleichen erklärt man die tatsächlichen Verhältnisse nicht, sondern man täuscht den Lesern nur eine Erklärung vor, die in Wirklichkeit im Widerspruch mit den Tatsachen steht.

Daß die spezifisch begrenzten Symphilieinstinkte der Ameisen sich stammesgeschichtlich entwickeln und erblich befestigen konnten, ist und bleibt ferner ein Beweis gegen die „Allmacht der Naturzüchtung"; denn da sie für die Erhaltung der Wirtsart mindestens indifferent waren, fehlte offenbar jeder Angriffspunkt für die Naturalselektion. Von dem Augenblicke an aber, wo die betreffende Instinktvariation anfing, ihren Besitzern schädlich zu werden, mußte die Selektion derselben entgegenwirken und sie ausmerzen. Das ist tatsächlich bei der in der Gattung *Formica* weitverzweigten *Lomechusa*- und *Atemeles*-Pflege nicht geschehen. Daher ist und bleibt die 1901 von mir aufgestellte[6]) Amikalselektion, die instinktive Bevorzugung bestimmter echter Gäste durch ihre Wirte und die hierauf beruhende positive Auslese, die beste biologisch und psychologisch befriedigende Erklärung für den Entwicklungsgang der Symphilieinstinkte und der durch sie herangezüchteten symphilen Anpassungscharaktere der Gäste. Es sei hier nochmals verwiesen auf die eingehende Begründung dieser Anschauung in der auch von Escherich zitierten, aber nicht berücksichtigten Arbeit Nr. **173** von 1910 „Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie", S. 164 ff. Weitere tatsächliche Bestätigungen derselben finden sich auch in der Arbeit Nr. **205** von 1915 „Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*", indem aus den Ergebnissen der *Lomechusa*-Statistik klar hervorgeht, daß nicht nur in den künstlichen Beobachtungsnestern — wie ich schon früher festgestellt hatte — sondern auch in freier Natur bestimmte Pärchen der Gastart von ihren Wirten zur Nachzucht

6) In Nr. **118**: Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind (Biolog. Zentralbl. Bd. 21, Nr. 22 und 23) S. 739 u. 742. Der dem Worte Amikalselektion zugrunde liegende Begriff ist übrigens schon 1897 (Nr. 60: Zur Entwicklung der Instinkte, in: Verh. Zool. Bot. Ges. Wien), S. 181 ff. von mir erörtert worden.

„ausgelesen werden" (vgl. S. 300). Im Anschluß an diese Arbeit hat sich auch August Reichensperger 1917[7]) für die Annahme der Amikalselektion ausgesprochen auf Grund seiner eigenen Beobachtungen.

Zu den Forschungsergebnissen, welche im Kapitel über Myrmecophilie der neuen Auflage von Escherich hätten berücksichtigt werden können, gehört auch die interessante Fortpflanzungsweise von *Lomechusa* und *Atemeles*. Bei *Lomechusa strumosa* ist nach meinen, über 25 Jahre sich erstreckenden Untersuchungen Viviparie die normale Fortpflanzungsweise, indem die Eihaut schon bei der Geburt der Larve zerreißt. Das nämliche gilt auch für *Atemeles pubicollis truncicoloides* und wahrscheinlich auch für die übrigen *Lomechusa*-Arten und für die größeren *Atemeles*-Arten, bezw. Rassen (*pubicollis*-Gruppe). Bei *Atemeles emarginatus* dagegen konnte ich wenigstens in einigen Fällen umgekehrt Ovoviparie nachweisen, d. h. einen kurz dauernden freien Eizustand von wenigen Tagen oder Stunden. *A. paradoxus* scheint zwischen jenen beiden Extremen zu vermitteln. Die Belege finden sich in den 1915 erschienenen Arbeiten Nr. **205**[8]) und **216**[9]). Auch die verschiedenen aufeinanderfolgenden Larvenstadien von *Lomechusa* und *Atemeles*, die mit ihrer teilweise räuberischen, teilweise symphilen Ernährungsweise innig zusammenhängen, sind daselbst beschrieben und photographisch abgebildet.

Weit besser gelungen als das Kapitel über Myrmecophilie ist in Escherich's neuer Auflage das VII. Kapitel: „Beziehungen der Ameisengesellschaften zueinander und zu anderen sozialen Insekten (Termiten). Soziale Symbiose." Dieser Abschnitt ist wirklich, soweit der beschränkte Raum es zuließ, den modernen Forschungsergebnissen entsprechend umgearbeitet. Gegenüber der ersten Auflage ist er auf das Doppelte des Umfangs angewachsen (von 20 auf 40 Seiten). Auch das Literaturverzeichnis[10])

7) Beobachtungen über Ameisen II. Ein Beitrag zur Pseudogynentheorie (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiolog. XIII, Heft 7—8, S. 145—152). Diese Arbeit konnte Escherich selbstverständlich noch nicht kennen.

8) Neue Beiträge, Abschnitt II B, S. 322—362 und S. 387—390.

9) Viviparität und Entwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles* (Wien. Entom. Zeitung XXXIV, Heft 8—10, S. 382—393).

10) Es fehlen jedoch beispielsweise folgende Arbeiten:

Bönner, W., Der temporäre soziale Hyperparasitismus von *Lasius fuliginosus* und seine Beziehungen zu *Claviger longicornis* (Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. XI, 1915, Heft 1—2, S. 14—20).

Crawley und Donisthorpe, The founding of colonies by queen ants (Trans. II. Intern. Congr. Entomol. Oxford, 1912, S. 11—77); Experiments on the formation of colonies by *Lasius fuliginosus* (Trans. Ent. Soc. London 1912, S. 661—672) etc. (Erstere Arbeit ist übrigens bei Escherich schon S. 102 erwähnt.)

Mrázek, A., Myrmecologische Notizen, IV. (Acta Soc. Ent. Bohemiae V, 1908, Heft 4.) (Alianzkolonie von *Strongylognathus testaceus* mit *Tetramorium*.)

ist relativ vollständiger als dasjenige über die Myrmecophilie im engeren Sinne. Insbesondere ist der Teil über die gemischten Kolonien (sozialer Parasitismus und Sklaverei) bedeutend vermehrt und fast ganz neu durchgearbeitet. Die Frage „Können wir alle diese Formen in einen phylogenetischen Zusammenhang bringen", also die Stammesgeschichte des sozialen Parasitismus und der Sklaverei wird am Schlusse behandelt (S. 219—223). In der ersten Auflage hatte Escherich die von Wasmann 1905 aufgestellte, relativ einfache Entwicklungsreihe angenommen, nach welcher die temporär gemischten Kolonien den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Sklaverei bilden und aus der Entartung der Sklaverei dann der permanente soziale Parasitismus hervorging. W. hatte jedoch schon früher betont, daß dieser Entwicklungsgang keineswegs ein monophyletischer, sondern ein polyphyletischer ist, indem z. B. *Polyergus* von *Formica*, *Strongylognathus* von *Tetramorium*, *Harpagoxenus* von *Leptothorax* abzuleiten ist. Die Einheit jenes älteren Entwicklungsschemas war somit bereits nur eine ideale, keine reale; es zeigte in seiner Gesamtheit nur eine Stufenreihe, keine Ahnenreihe; Ahnenreihen ließen sich nur innerhalb der einzelnen Zweige jenes biologischen Stammbaumes nachweisen. Diesen Unterschied hatte Escherich in seiner ersten Auflage von 1906 vielleicht nicht genügend berücksichtigt, indem er daselbst (S. 154) von einer „phylogenetischen Reihe" sprach, „die in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast zerfällt". In dem neuen, 1917 von Escherich (S. 221) gebotenen, hauptsächlich an Wasmann's Arbeiten von 1908—1910[11]) sich anlehnenden Schema, das den gegenwärtigen Stand der deszendenztheoretischen Frage nach dem Ursprung und der Entwicklung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen zusammenfaßt, ist es eigentlich selbstverständlich, daß es sich hier um ein ideales Schema handelt. Die reale Grundlage desselben bildet der von Emery 1909 aufgestellte, von W. genauer gefaßte, von Esch. S. 223 zitierte Satz: „Die parasitischen Ameisen stammen von der Gattung ihrer heutigen Hilfsameisen ab und nahmen ihren Ursprung wahrscheinlich meist in jener Artengruppe, welcher auch ihre heutigen Hilfsameisen angehören. Doch sind sie mit letzterer vielfach nur indirekt oder sogar nur seitlich stammesverwandt, durch Vermittlung anderer Artengruppen der-

---

Rüschkamp, F., Eine neue natürliche *rufa-fusca*-Adoptionskolonie (Biolog. Zentralbl. 1912, Nr. 4, S. 213—216); Eine dreifach gemischte natürliche Kolonie (Biolog. Zentralbl. 1913, Nr. 11, S. 668—675).

Yano, M., A new slavemaking ant from Japan (Psyche, XVIII, 1911, S. 110—112).

11) Besonders an Nr. **162** (Weitere Beiträge zum soz. Parasitismus, Biolog. Zentralbl. 1908), S. 427—441 und an Nr. **170** (Über den Ursprung d. soz. Parasitismus etc., ebenda 1909), S. 699—703.

selben Gattung." Wenn somit in dem phylogenetischen Schema skizziert wird, wie aus der ursprünglichen Form der selbständigen Koloniegründung durch die Zweigkoloniebildung zuerst die abhängige Koloniegründung hervorging, welche sich einerseits in eine dulotische, andererseits in eine parasitische Richtung spaltete, deren erstere zur obligatorischen Dulosis und deren letztere zum obligatorischen Parasitismus führte, worauf schließlich diese beiden Zweige wiederum konvergierten und zum extremen sozialen Parasitismus hin sich weiterentwickelten, so ist es selbstredend, daß dieses biogenetische Schema als Ganzes nur den Wert einer idealen Entwicklungsfolge, einer Stufenreihe, keiner Ahnenreihe haben kann. Für phylogenetisch weniger geschulte Leser wäre es vielleicht doch gut gewesen, dies noch ausdrücklich zu bemerken. Die heutigen sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen sind die Endpunkte von vielen verschiedenen Entwicklungsreihen, die zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Arten selbständig lebender Ameisen aus verschiedenen Unterfamilien des Ameisenstammes ausgingen und sich bis heute verschieden weit von ihren Ausgangspunkten entfernt haben, die in den Gattungen ihrer heutigen Hilfsameisen zu suchen sind — also eine ausgesprochen polyphyletische Entwicklung! Das allgemeine Entwicklungsschema wird hiedurch nicht entwertet; denn es erschließt uns das Verständnis der einzelnen Entwicklungsprozesse und zeigt uns in großen Zügen den ganzen biologischen Entwicklungsverlauf, den wir in den realen Stammesreihen nur stückweise verwirklicht finden können. Ich möchte das zusammenfassende phylogenetische Entwicklungsschema daher einem Mosaikbilde vergleichen, das aus einer Summe von einander ergänzenden Teilen zusammengefügt ist. Im II. Band vom „Gesellschaftsleben der Ameisen", dessen I. Band 1915 (Münster i. Westf.) erschien, hoffe ich auf diese Gesichtspunkte zurückzukommen.

Auch das IX. Kapitel der neuen Auflage Escherich's „Die Beziehungen der Ameisen zu den Pflanzen" ist vermehrt und besonders bezüglich der Theorie der Ameisenpflanzen neu durchgearbeitet. Im Literaturverzeichnis wäre allerdings eine Reihe von Arbeiten noch beizufügen, die wichtige Beiträge zu dieser Frage enthalten[12]). Auch der Abschnitt über die Myrmecochoren, die

12) Emery, C., Die in Akaziendornen lebenden Ameisen von Costarica (Biolog. Zentralbl. Bd. 11, 1891, Nr. 5 u. 6, S. 151—168); Les plantes à fourmis (Scientia, Vol. XII, XXIV—4, 1912, S. 41—56).

Keller, C., Neue Beobachtungen über Symbiose zwischen Ameisen und Akazien (Zoolog. Anz. XV, 1892, S. 137—143).

Warburg, O., Über Ameisenpflanzen (Myrmecophyten) (Biolog. Zentralbl. Bd. 12, 1892, S. 129—142).

durch Ameisen verbreiteten Pflanzen, ist bedeutend bereichert. In der Frage der Ameisenschutztheorie von Delpino, Schimper u. s. w. nimmt der Verfasser einen gemäßigten Standpunkt ein. Er hält jene Theorie zwar (S. 270) für „in ihren Grundfesten erschüttert", weil es sich gerade in den klassischen Fällen (bei *Cecropia* nach v. Ihering, bei *Myrmecodia* nach Treub) nur um eine einseitige Ausnutzung der Pflanzen durch die Ameisen handelt. Andererseits bemerkt er jedoch: „Inwieweit freilich der extreme Standpunkt Rettig's, der in dem Satze gipfelt: ‚es gibt wohl Pflanzenameisen in Hülle und Fülle, aber wenig oder überhaupt keine Ameisenpflanzen' berechtigt ist, kann heute noch nicht entschieden werden. Vielleicht ist Rettig in der Verallgemeinerung zu weit gegangen." Diese auch vom Referenten 1915 (siehe Anm. 12) vertretene Ansicht dürfte wohl die richtige Mitte halten zwischen beiden Extremen.

Das von R. Brun (Zürich) überarbeitete X. Kapitel über die „Psychologie" der Ameisen ist stark vermehrt (von 21 auf 38 S.); ebenso auch das Literaturverzeichnis zu demselben, das auch die neueren Arbeiten vollständiger berücksichtigt[13]), als dies in den Literaturverzeichnissen der übrigen Kapitel der Fall ist. Die grundsätzliche Stellung des Verfassers in der Ameisenpsychologie — die auch vom Referenten stets vertreten wurde — ist die nämliche geblieben wie in der ersten Auflage: Die Ameisen sind „weder intelligente Miniaturmenschen noch auch bloße Reflexmaschinen, sondern Wesen, welche zwar in der Hauptsache nach ererbten Instinkten handeln, jedoch deutlich plastische Anpassungen (Modifikationsvermögen) auf Grund von Erfahrungen, welche im individuellen Leben erworben wurden, erkennen lassen" (S. 279).

Mit der in einer neuen Anmerkung daselbst gegebenen Definition des Instinktes als Erbgedächtnis der Art kann der Referent sich nicht einverstanden erklären, wenigstens nicht mit der hier gegebenen Erklärung des Wortes „Erbgedächtnis", die ihm eine rein reflektorische Bedeutung unterlegt. Denn die Instinkte sind tatsächlich mehr als bloße „komplizierte, assoziierte Reflexe" oder „Kettenreflexe", weil sie in ihrer Betätigung von der Sinneswahr-

Wasmann, E., Eine neue Pseudomyrma aus der Ochsenhorndornakazie in Mexiko, mit Bemerkungen über Ameisen in Akaziendornen und ihre Gäste. Ein kritischer Beitrag zur Pflanzenmyrmecophilie (Tijdschr. v. Entom. LVIII, 1915, Lief. 3—4, S. 296—325; Nachtrag ebenda im Supplement S. 125—131).

Wheeler, W. M., Observations on the Central-American Acacia Ants (Trans. II. Intern. Congr. 1912, S. 109—139).

13) Von Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, wird allerdings nur die erste Aufl. (1899) zitiert, nicht die bedeutend vermehrte zweite (1909). Auch der Hinweis auf die Mimikry bei Ameisengästen (S. 287, Anm.) ist nach dem VI. Kap. der zweiten Aufl. jenes Werkes zu ergänzen.

nehmung des Individuums ausgelöst und überdies in ihrer Ausführung geleitet und mannigfach modifiziert werden. Die wesentliche Gleichstellung der Instinkthandlungen mit bloßer Reflextätigkeit ist psychologisch unhaltbar, weil sie der kritischen Analyse der instinktiven Tätigkeiten nicht entspricht und zudem einen ganz unnatürlichen Riß schafft zwischen der erblichen Instinktanlage und ihrer Betätigung unter dem Einfluß der individuellen Sinneserfahrung. Der Instinkt muß daher, wie Referent längst gezeigt hat[14]), als die erbliche Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens definiert werden, aus der sowohl ihr erblich konstantes wie ihr individuell modifizierbares Element gleichmäßig erklärt werden kann.

In der Anmerkung auf S. 279 wie in anderen Arbeiten Brun's über Ameisenpsychologie tritt der Einfluß der Hering-Semon'schen Mnemetheorie hervor. Ich kann es nur für einen Mißgriff halten, wenn man die moderne Ameisenpsychologie mit dieser Theorie verquickt; denn sie ist in sich selber philosophisch falsch, weil sie das Individualgedächtnis als wesentlich gleichartig mit der Vererbung hinstellt, während doch tatsächlich zwischen beiden bloß eine entfernte Analogie besteht. Zudem belastet sie die Ameisenpsychologie mit einer Unmenge vollkommen entbehrlicher griechischer Kunstausdrücke, für deren Begriffe wir bereits deutsche oder lateinische Worte besitzen, die viel leichter verständlich sind. Man mag immerhin eine neue Ameisengattung zu Ehren dieser Theorie *Engramma* (Forel!) taufen, aber mit den Engrammen, Ekphorien u. s. w. in der psychologischen Erklärung des Ameisenlebens möge man uns lieber verschonen. Glücklicherweise ist die erwähnte Anmerkung auf S. 279 die einzige Stelle im ganzen Kapitel über Psychologie, wo die Mnemetheorie durchklingt. Im übrigen ist sie in der Formulierung der Ergebnisse der Ameisenpsychologie hier nicht zur Verwendung gekommen[15]), auch nicht in der vortrefflichen Zusammenfassung derselben S. 310. Hiermit ist von Brun

14) Schon in der Münster 1884 erschienenen Studie „Der Trichterwickler, eine naturwissenschaftliche Studie über den Tierinstinkt". Genauer findet sich der Nachweis in der Schrift „Instinkt und Intelligenz im Tierreich", 3. Aufl. (Freiburg i. B. 1905), 3. Kap.

15) Viel stärker tritt sie in manchen anderen Arbeiten Brun's hervor, so auch in der kritischen Besprechung Henning's „Die moderne Ameisenpsychologie ein anthropomorphistischer Irrtum"? im Biolog. Zentralbl. 1917, Nr. 7, S. 357—371. Da ich mit Brun's Kritik der unglücklichen Henning'schen Reaktionstheorie, die ebenso unhaltbar ist wie die Bethe'sche Reflextheorie des Ameisenlebens, im übrigen einverstanden bin, bedauere ich um so mehr, daß die von Brun verteidigte Mnemetheorie die schwache Seite seiner Kritik bildet. Henning's Arbeit „Künstliche Geruchsfährte und Reaktionsstruktur der Ameise" erschien übrigens zuerst in der „Zeitschrift für Psychologie" Bd. 94, 1916, S. 161—202. In der neuen Auflage von Escherich ist sie noch nicht erwähnt.

selber tatsächlich zugestanden, daß die moderne Ameisenpsychologie sehr gut ohne die Semon'sche Mnemetheorie fertig werden kann.

In der Besprechung der Sinne der Ameisen (S. 279ff.) ist mit Recht auf Forel's Theorie des Berührungsgeruches (odeur au contact) Gewicht gelegt, sowie auf die von Santschi hervorgehobene Lokalisierung der Lichteindrücke auf der Netzhaut der Ameise. Der Gehörsinn (S. 282) ist wohl etwas zu kurz gekommen. Mehr Material dafür wäre in Wasmann's „Psychische Fähigkeiten der Ameisen", 2. Aufl. (1909) zu finden gewesen, wo das ganze VII. Kapitel das Gehörvermögen der Ameisen behandelt. Die Fragen „Wie erkennen sich die Ameisen"? (S. 284ff.), namentlich aber „Wie finden die Ameisen ihren Weg"? (S. 290ff.) sind weit eingehender behandelt als früher, letztere besonders mit Berücksichtigung der vortrefflichen eigenen Versuche Brun's. Aber auch die Untersuchungen von Cornetz, Piéron und speziell die Lichtkompaßtheorie von Santschi wurden zweckentsprechend verwertet. In den Ergebnissen dieses Abschnittes (S. 303) wird betont, daß das Problem der räumlichen Orientierung der Ameisen ungeheuer kompliziert und mit den hier erörterten Fragen noch keineswegs erschöpft ist. Namentlich wird vor einseitiger Verallgemeinerung der Versuchsergebnisse an einzelnen Arten gewarnt, durch welche Bethe und später Henning auf falsche Fährten gerieten. Nicht bloß die einzelnen Arten verhalten sich bezüglich der vorzugsweise zur Verwendung kommenden Sinnesorgane (Augen und Fühler) mannigfaltig verschieden, sondern auch bei der gleichen Spezies können je nach den Umständen die Orientierungsmittel sich in verschiedener Weise kombinieren. Das sind sehr richtige Bemerkungen.

Das Mitteilungsvermögen der Ameisen, das besonders durch die Fühlersprache ein sehr mannigfaltiges ist, wird (S. 303ff.) gut und übersichtlich behandelt. Der Trieb, die eigenen Gefühlszustände und Bewegungsimpulse auf andere Individuen derselben Gemeinschaft zu übertragen, ist in der Tat ein Haupthebel des geselligen Lebens der Ameisen. (Vgl. auch VIII. Kapitel der 2. Auflage der „Psychischen Fähigkeiten", Wasmann, 1909). Ob der Mitteilungstrieb auch bei den Ameisen im Sexualbetrieb wurzelt, wie in einer neuen Anmerkung S. 306 gesagt wird, ist recht zweifelhaft, und die Berufung auf Forel's „Sexuelle Frage" erscheint im Zusammenhang etwas weit hergeholt. Sonst ist in diesem Abschnitte kaum etwas Neues hinzugekommen. Den Schluß des Kapitels über die Psychologie der Ameisen bildet die Frage „Besitzen die Ameisen ein formelles Schlußvermögen"? Sie wird wie 1906 negativ beantwortet, indem höhere geistige Fähigkeiten bei diesen Tieren nicht nachweisbar sind. Auch dieser Abschnitt ist wesentlich unver-

ändert geblieben, da er bereits in der ersten Auflage gut durchgearbeitet und klar formuliert war. Insbesondere gilt dies für die Zusammenfassung der Ergebnisse der Ameisenpsychologie S. 310.

Anhang I „Die Ameisen als lästige Haus- und Gartenbewohner und ihre Bekämpfung" ist in der Auflage neu hinzugekommen. Die empfohlenen Bekämpfungsmittel legen von Escherich's neuer Tätigkeit auf dem Felde der angewandten Entomologie Zeugnis ab. In den Literaturnachweis dieses Abschnittes, der sehr kurz ist, hätte wohl auch die grundlegende Arbeit „The Argentine Ant" von Wilm. Newell und T. C. Barber (Washington 1913) aufgenommen werden können, da hier die Ausbreitung und Bekämpfung von *Iridomyrmex humilis* eingehend behandelt wird. Ebenso auch die zusammenfassende, 1914 erschienene Abhandlung des Referenten „Ameisenplagen im Gefolge der Kultur" (Stimmen aus Maria-Laach, 87. Bd., 10. Heft), zumal dieselbe von Escherich in der „Münchener Allgemeinen Zeitung" ausführlich besprochen worden war. Sie fehlt übrigens auch im Literaturverzeichnis der von Escherich (S. 320) zitierten Arbeit von Stitz aus dem Jahre 1917.

Anhang II „Übersicht über die in Deutschland einheimischen Ameisen" ist von H. Viehmeyer großenteils neu bearbeitet und zum Teil erheblich erweitert. Dies zeigt sich auch in den biologischen Bemerkungen, die den einzelnen Gattungen und Arten beigefügt sind. Diese Neubearbeitung bedeutet einen entschiedenen Fortschritt gegenüber der ersten Auflage. Bei *Formica fusca rufibarbis* wäre wohl auch die sehr häufige var. *fusco-rufibarbis* For. zu erwähnen gewesen. In der *rufa*-Gruppe (S. 335) ist *rufa dusmeti* Em. entbehrlich, da sie (nach Emery, 1909) nur aus Spanien bekannt ist. Dafür hätten die Mischrassen *rufo-pratensis* For., *rufo-truncicola* Wasm. und *truncicolo-pratensis* For., die als Bastardrassen von besonderem Interesse sind (Wasmann, 1910 u. 1915), Aufnahme finden können.

Den Schluß bildet wie in der ersten Auflage ein Namensregister der zitierten Autoren und ein ausführliches Sachregister[16]).

---

16) An Druckfehlern, die teils aus der ersten Auflage stehen geblieben, teils neu sind, sind mir nur die folgenden aufgefallen:

S. 69, Z. 17 von oben muß es heißen 1895 (statt 1885).
S. 73, Z. 6 „ „ „ „ „ Zwischenformen (statt Zwitterformen).
S. 235, Z. 4 „ „ „ „ „ Notothecta (statt Notonecta).
S. 253, Z. 31 „ „ „ „ „ Termitophilen (statt Termitophylen).

Totale Rotblindheit der kleinen Stubenfliege (*Homalomyia canicularis* L.).

Gelegentlich meiner mikrophotographischen Aufnahmen mache ich schon seit langem konstant die folgende Beobachtung. Als Lichtquelle bei Entwicklung der Platten dient eine 16kerzige, spektroskopisch geprüfte, sehr dunkle Rubinglasbirne. Einige Minuten nach Verdunklung des Raumes kommen gewöhnlich die kleinen Stubenfliegen und setzen sich an die weiße Zimmerwand in der Nähe der Birne. Ich kann nun ganz ruhig meinen Finger jeder einzelnen Fliege nähern und sie zerdrücken, ohne daß sie jemals die Annäherung bemerkte. Auch wenn der Schatten des Fingers bei der Annäherung sich über sie bewegt, rührt sie sich nicht. Ebenso konnte ich auch ein Glasröhrchen über sie stülpen, ohne daß sie darauf reagierte. Nur wenn der Finger naß war, bemerkte sie manchmal seine Nähe, aber auch nur selten. Ist aber in der entgegengesetzten Ecke des 6 m langen Zimmers eine verhängte, nur sehr schwaches Licht gebende, weiße elektrische Birne am brennen, so daß höchstens ein Dämmerschein in die Ecke gelangen kann, wo die Rubinglaslampe brennt, so bemerkt die Fliege fast jedesmal die Annäherung des Fingers, sobald er ihr etwa 1 cm nahe gekommen ist, und fliegt fort. Hieraus ergibt sich:

1. Die kleine Stubenfliege (*Homalomyia canicularis* L.) nimmt die roten Strahlen der Rubinglasbirne überhaupt nicht als Lichtstrahlen wahr, sondern nur als Wärmestrahlen. Sie ist absolut rotblind.

2. Für weißes Licht dagegen besitzt sie eine relativ hohe optische Empfindlichkeit.

Die genaue Bestimmung der Art verdanke ich der Güte meines langjährigen Assistenten P. Heinrich Klene S. J.

E. Wasmann S. J. (Valkenburg).

Wie kommt die Spreizung und Schliefsung der Lamellen des Maikäferfühlers zustande?

Von Dr. phil. R. Vogel,
Privatdozent, Tübingen.

Bekanntlich vermag die Mehrzahl der Lamellicornier die während des Sitzens oder Kriechens gewöhnlich zu einer Blätterkeule zusammengelegten Fühlerendglieder vor dem Abflug fächerartig zu spreizen und während des Fluges in dieser Lage zu halten, bis nach Beendigung des Fluges der entfaltete Fächer wieder zusammengelegt wird. Jedermann hat diese Vorgänge am Maikäfer beob-

achtet, und man sollte annehmen, daß die Entomologen auch bereits über die Mechanik des Öffnens und Schließens des Fächers Bescheid wüßten. Zu meiner Überraschung konnte ich hierüber indessen nichts in der Literatur finden. Ich beschloß daher, die Frage selbst zu untersuchen. Die Untersuchung wurde nur an *Melolontha vulgaris* gemacht. Doch dürften ihre Ergebnisse auch für die übrigen, mit spreizbarer Fühlerkeule versehenen Lamellicornier gelten.

Als Kraft, welche den Fühlerfächer entfaltet, konnte man einmal direkten Muskelzug erwarten, mit größerer Wahrscheinlichkeit aber Einrichtungen, bei denen Blut- oder Luftdruck innerhalb des Tracheensystems wirksam ist.

Die anatomische Untersuchung mit Paraffinschnitten ergab zunächst, wie vorauszusehen, das Fehlen von Muskelfasern innerhalb der Blätterkeule. Die Antennenmuskulatur verhält sich in unserem Falle insofern wie bei anderen Pterygoten, als sie nur bis zur Basis der Fühlergeißel reicht, in den distalen Fühlergliedern aber fehlt.

Weiter zeigte sich, daß auch das Tracheensystem innerhalb der Antennen keinerlei besondere Bildungen — ich dachte z. B. an Tracheenblasen — aufweist, die an der Spreizung des Fühlerfächers irgendwie beteiligt sein könnten.

Da die Antennenmuskulatur und das Tracheensystem nicht in Frage kommen, so konnte man mit großer Wahrscheinlichkeit erwarten, daß die Entfaltung des Fühlerfächers durch Blutdruck bewirkt wird, um so mehr, als auch sonst im Reiche der Insekten Formveränderungen verschiedener Art durch Blutdruck bewirkt werden. Man denke an die verschiedenen, durch Blutdruck ausstülpbaren Epithelschläuche, Drüsensäckchen u. s. w.

Für die Annahme, daß auch das Öffnen des Fühlerfächers der Lamellicornier durch Blutdruck bewirkt wird, lassen sich nun experimentelle und strukturelle Beweisgründe vorbringen.

Spritzt man einem lebenden Maikäfer mit einer Pravaz- oder Rekordspitze etwa $^1/_2$ ccm physiologische Kochsalzlösung in die Leibeshöhle ein, so bemerkt man, wie durch den gesteigerten Flüssigkeitsdruck die Fühlerlamellen während des Einspritzens ruckartig gespreizt werden. Man kann dies ebenfalls, wenn auch nicht so sicher, erreichen, wenn man mit zwei Fingern einen kräftigen Druck auf den Thorax des Käfers ausübt. In beiden Fällen wird offenbar die Leibeshöhlenflüssigkeit in die Antennen gepreßt, was weiter zwangsläufig die fächerartige Stellung der Fühlerlamellen zur Folge hat.

Man muß sich zum Verständnis dessen die Gelenkverhältnisse an den Fühlerendgliedern und die quere Stellung der letzteren zu den proximalen Fühlergliedern klar machen. Die zwischen den

Fühlerendgliedern befindlichen Gelenkhäute sind asymmetrisch gebildet, derart, daß ihr medialer Teil kurz und dick, ihr lateraler, also an der Basis der Lamellen gelegener Teil, erheblich breiter ist. Die Fühlerendglieder erlangen dadurch auf der Seite der Lamellen größere Bewegungsmöglichkeit als auf der entgegengesetzten Seite.

Stellt man sich nun vor, daß Blutflüssigkeit in die Antennen gepreßt wird, so wird diese bestrebt sein, die quer zur Richtung des Druckes stehenden Fühlerlamellen nach vorn zu drehen.

Am stärksten wird der Druck auf der vordersten Lamelle sein, welche die größte Druckfläche darbietet und welche die größte Bewegungsfreiheit hat. Die Betrachtung des gespreizten Fühlerfächers zeigt auch, daß sie relativ am weitesten nach vorn gedreht wird; sie dreht gleichzeitig automatisch die nächste Lamelle, diese die nächste u. s. w. immer in abnehmendem Grade etwas nach vorn.

Während die breiten Abschnitte der Gelenkhäute (zwischen den Lamellen) bei der Drehung der Lamellen gedehnt werden, werden die entgegengesetzten kurzen Abschnitte gleichzeitig zusammengedrückt. Läßt der Blutdruck nach Beendigung des Fluges nach, so werden die Lamellen durch die Elastizität ihrer Gelenkhäute, hauptsächlich durch die zusammengedrückten Abschnitte derselben, wieder in ihre normale Lage gebracht, also zur Blätterkeule zusammengelegt.

Ich muß nunmehr noch eine besondere Einrichtung erwähnen, welche höchstwahrscheinlich an der Spreizung der Fühlerlamellen mit beteiligt ist.

Schnitte durch den Fühler in verschiedener Richtung zeigen, daß in der Fühlerbasis außer zwei Haupt- und sechs kleineren Nervenstämmen noch zwei große Tracheenstämme und, was für unsere Frage von Belang ist, ein Blutgefäß, verlaufen.

Letzteres hat im basalen Abschnitt des Fühlers zunächst nur einen mäßig großen Durchmesser. An der Basis der Fühlerkeule erweitert es sich jedoch ganz erheblich und entsendet tief in jede Lamelle hinein einen kräftigen Fortsatz, dessen Wandung mit der Epidermis der Lamelle vielfach verwächst. Ob die Gefäße in den Fühlerlamellen blind oder offen endigen, konnte ich nicht entscheiden. — Die Wandung des Gefäßes besteht aus einer Epithellage mit elastischen (?) Fasereinlagerungen, welche im Bereich der erwähnten Erweiterung zahlreicher sind. Rückwärtig steht das Gefäß vielleicht mit der Kopfaorta in Verbindung; es ließ sich dies leider wegen der außerordentlichen Schwierigkeit, eine lückenlose und tadelfreie Schnittserie durch die spröde Kopfkapsel zu erhalten, nicht mit Sicherheit erweisen. Einleuchtend ist aber, daß, wenn Blut durch das Antennengefäß hindurch in die von ihm seitlich

entspringenden Lamellengefäße gepreßt wird, dies ebenfalls eine Drehung der Lamellen nach vorn zur Folge hat.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Spreizung der Fühlerlamellen durch Blutflüssigkeit bewirkt wird, welche teils aus der allgemeinen Leibeshöhle in das Fühlerlumen, teils durch das Fühlerblutgefäß in die von ihm entspringenden Lamellengefäße gepreßt wird. Es ist zur Spreizung offenbar ein gesteigerter Blutdruck erforderlich, wie er durch die beschleunigten Atembewegungen vor dem Abflug erzeugt wird. Die Rückkehr des Fühlerfächers zur Blätterkeule erfolgt durch die Elastizität der Gelenkhäute der Lamellen.

Die Zoophysiologie in ihrem Verhältnis zur medizinischen Physiologie[1]).

Von **Hermann Jordan**, Utrecht.

In seinem Aufsatze „Die Physiologie in ihrem Verhältnis zu Medizin und Naturwissenschaft (diese Zeitschrift Bd. 37, Nr. 7, 1917, S. 325) kommt Bethe auch auf meine Ansichten zu sprechen, die ich über den Ausbau des zoo-physiologischen (vergleichend-physiologischen) Unterrichts für Biologen geäußert habe. Ich ergreife die Gelegenheit, indem ich dem geschätzten Kollegen antworte, über einige Punkte meine Meinung deutlicher zu umschreiben, als dies in der kurzen, von Bethe zitierten Antwort an Reisinger möglich war.

Ich möchte von der Tatsache ausgehen, daß Bethe und ich verschiedene Probleme behandeln. Um es kurz auszudrücken: Bethe bespricht den Ausbau des Unterrichts an physiologischen Instituten nach der allgemeinen Seite hin. Ich bespreche den zoologischen Unterricht — nichts mehr, eine interne Angelegenheit der zoologischen Institute sozusagen. Gewiß, es gibt in letzter Linie nur eine Physiologie. Allein diese theoretische Erkenntnis kann ebensowenig zur Praxis werden als die Tatsache, daß es nur eine Morphologie gibt. Wir müssen in beiden Fällen der Praxis der Medizin und der Biologie (zunächst als Lehrfach) Rechnung tragen, unbekümmert um die Frage, wie die Dinge sich in ferner Zukunft gestalten mögen.

Wir Zoologen haben als Lehrer die Aufgabe, unsere Schüler in die Mannigfaltigkeit tierischer Organisation einzuführen. Diese

1) Wir möchten mit diesem Aufsatz die Diskussion über diese Frage, die zurzeit keine große Bedeutung hat, für das Biologische Zentralblatt vorläufig schließen. D. H.

Aufgabe wurde bislang auf einseitige Weise gelöst: Organisation, als Bau und Leistung der Organe, steht unter doppeltem Einflusse. Einmal unter dem Einflusse dessen, was die Phylogenie Abstammung nennt (Platz im System), dann unter dem Einflusse der spezifischen Umwelt. Die Zoologie — soweit sie überhaupt Probleme zu lösen versucht hat — hat sich bis vor kurzem vornehmlich auf diejenigen Erscheinungen der Organisation beschränkt, die unter dem Einflusse der Abstammung bestimmte Eigenarten aufweisen, die ihrerseits Licht auf die Abstammung zu werfen versprachen. Daher verwahrloste man den funktionellen, physiologischen Teil der Zoologie: So leicht, wie sich die Leistung an die Forderung der Umwelt anpaßt, so konservativ sind gewisse Grundzüge des anatomischen Baues. So ist der Bau das Material des Systematikers und Phylogenetikers. Meine Forderung lautet demnach: daß als gleichberechtigte zweite Hälfte der Zoologie die Physiologie „aller" Tiere, als Antwort auf die Frage, wie durch die Leistung der Organe den Anforderungen des Lebens im allgemeinen, vornehmlich aber den Forderungen der für jede Art spezifischen Umwelt Genüge getan wird, erforscht und unterrichtet wird. Wie ich diese Aufgabe bezüglich des Unterrichtes löse, das hoffe ich in absehbarer Zeit mitteilen zu können. Bis ich hierzu Gelegenheit gefunden habe, muß ich bitten, mit dem Urteil über mein Programm zurückhalten zu wollen. Die Notiz im Zool. Anzeiger enthielt ein solches keineswegs, sie verwies hingegen auf die kommende Veröffentlichung.

Wenn somit auch meine Vorschläge andere sind als diejenigen, welche Bethe bespricht, so bietet mir doch seine Auseinandersetzung noch weiterhin Gelegenheit, einiges über die praktische Ausgestaltung des zoophysiologischen Unterrichts zu sagen. Ich hoffe, daß Bethe in dem folgenden keine Kritik seiner Worte sehen will: Ärztlich physiologische, oder gar ärztliche Unterrichtsfragen lasse ich vollkommen unangerührt.

Bethe spricht über die Ausbildung der „Physiologen" und ich möchte an der Hand seiner Ausführungen einiges über die Ausbildung der Vertreter des physiologischen Teiles der Tierkunde sagen:

Bethe schreibt: „Wenn ich die Wahl hätte zwischen einem physiologisch wenig ausgebildeten Zoologen und einem zoologisch nicht sehr kenntnisreichen Physiologen, so würde ich für eine derartige Stelle immer als dem kleineren Übel dem letzteren den Vorzug geben." Solch eine Entscheidung für den physiologischen Teil der Zoologie zu treffen, halte ich für unnötig. Warum in solchen Fällen über die Ausbildung in den Grenzgebieten diskutieren? Für Lehrstühle in der Zoophysiologie kommen ausschließlich Zoophysiologen in Frage. D. h. Forscher, die das gewaltige Tatsachenmaterial

des in Frage stehenden Faches beherrschen und die außerdem durch eigene Untersuchungen auf verschiedenen Gebieten dieses Faches persönliche Erfahrungen gesammelt haben. Die Frage lautet nun, wie kann — so lange es an Lehrstühlen in diesem Fache fehlt — der einzelne zu solch einer Ausbildung gelangen. Das Fehlen solcher Lehrstühle zwingt den Studenten nun allerdings, mit den Grenzgebieten anzufangen.

Es bedürfte einer langen Auseinandersetzung an der Hand etwa eines Kapitels aus einem Lehr- oder Handbuche der Zoophysiologie, um überzeugend darzutun, wie in den meisten Fällen das „zoologische" Material (d. h. das Material der vergleichenden Organisationslehre) durchaus vorherrscht. Die spezifischen physiologischen Teile solch eines Kapitels aber sind größtenteils völlig anderer Natur als die klassische ärztliche Physiologie. (Ich verweise auf Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, zumal auf die Teile, die durch Biedermann, Babák, Burian und Strohl bearbeitet wurden, sowie auf mein Buch [Jena 1913, G. Fischer].) Gewiß hat Bethe recht, wenn er sagt: „Physiologie kann man zurzeit nur bei den Physiologen der medizinischen Fakultät und der tierärztlichen Hochschulen lernen." Aber für die spezielle Physiologie „aller Tiere" kann diese Ausbildung nur den Wert haben, denen Ausbildung in wichtigen Grenzgebieten eben zukommt. Das gilt sogar für die Methodik! Jedes Fach hat seine eigenen Probleme, damit seine Methodik und seine Technik. Wer die klassischen Arbeiten auf unserem Gebiete kennt, der wird darin die Anwendung der verfeinerten Technik der ärztlichen Physiologie im großen und ganzen vermissen, trotzdem diese Arbeiten größtenteils von „Physiologen" stammen. Ich verweise auf die Arbeiten von Biedermann, Loeb, v. Uexküll und nicht zum mindesten auf Bethe's treffliche Publikationen. Zunächst gilt es bei solchen Arbeiten, sich eine überaus feine operative Methode anzueignen, die sich eng an die zootomische Technik anlehnt. Sodann kommt viel histologische, endlich eine ganz besondere zoophysiologische Methodik zur Anwendung (z. B. Thunberg, Krogh, Babák). Gewiß arbeitet die Zoophysiologie auch mit Apparaten, wie z. B. dem Kymographion. Allein fast niemals handelt es sich hierbei um eine komplizierte feine Technik. Denn die Fragestellungen beschränken sich in der Regel auf Vergleichungen von Werten, bei denen lediglich große Unterschiede verwertbares Material liefern. Das hat freilich zur Folge, daß nicht selten die Physiologen die Arbeiten von Zoophysiologen als „dilettantisch" verachten.

Vom „Dilettantenhaften" mancher Arbeiten von Zoologen auf ihrem physiologischen Gebiete will ich hier nicht reden. In denjenigen Fällen, in denen Bethe mit Recht diesen Vorwurf erhebt, handelt es sich gewiß um Forscher, denen das Gebiet der Zoo-

physiologie in erster Linie fremd war, die zu einer experimentellen Arbeit überhaupt noch nicht reif waren. Man könnte zahlreiche Beispiele jenen an die Seite stellen, wo ärztliche Physiologen, zum Teil gerade ihrer — was die Objekte betrifft — einseitigen Ausbildung wegen, nicht weniger Dilettantisches erzeugt haben: Krukenberg dürfte als Beispiel genügen, der unter vielem anderen aus der Gonade der Holothurien eine Verdauungsdrüse macht, oder Stamati, der beim Flußkrebs den Magensaft gewinnt durch Anlegen einer Magenfistel[2]), und an dem schwer geschädigten Tiere zu falschen Resultaten kommt. Allein, das sind ja alles individuelle Erscheinungen, die man bei reifen Forschern beider Lager nicht finden wird.

Wenn nun aber auch guten Arbeiten auf unserem Gebiete hier und da der Vorwurf des Dilettantischen gemacht wird, so liegt das an der Jugend unseres Wissenszweiges. Feine Technik kommt mit dem Detailausbau eines Faches; so weit sind wir noch nicht. So lange man noch mit der Feststellung des großzügigen Planes eines Gebäudes beschäftigt ist, hat man an einem Entwurf der Einrichtung einzelner Zimmer wenig Nutzen. Wer ohne weiteres feine Meßmethoden auf Wirbellose anwendet, der kommt zunächst mehr auf Fragen der allgemeinen als auf solche der Zoophysiologie. Wir müssen daher bewußt mit primitiven Mitteln arbeiten und uns den etwaigen Vorwurf des Dilettantischen ruhig gefallen lassen: Jungen Wissenszweigen dürfte es stets so ergehen: Es geht sich nun einmal eleganter auf gebahnten als auf nicht gebahnten Wegen.

Noch mehr als in ihrer Technik ist die Zoophysiologie ihrem Inhalte nach ein Fach, das praktisch von der medizinischen Physiologie zu trennen ist: Wenn auch gewiß viele Physiologen sich gut auf einzelnen zoophysiologischen Spezialgebieten eingearbeitet haben, die Eroberung des Gesamtgebietes — wie sie zum Unterrichterteilen nötig ist — ist für sie sicherlich eine größere Arbeit als für einen wohlgeschulten Zoologen, der einige Jahre an physiologischen Instituten gearbeitet hat: Mit der Zeit ergibt sich für den zoophysiologischen Unterricht eine bestimmte Zahl von Tieren, die als Beispiel, als Schulobjekte zu dienen haben: die Bearbeitung eines jeden Organes dieser Tiere muß dem Lehrer völlig geläufig sein, um von dem Forscher, der neue Objekte zu seinen Problemen a priori richtig erkennen muß, hier völlig zu schweigen. Genug: die Vorbereitung zur Ausbildung des Zoophysiologen muß Zoologie und Physiologie (nebst einer Vorlesung über allgemeine Pathologie), aber in erster Linie Zoologie (im richtigen Sinne des Wortes) sein. Daneben dürfen natürlich Physik und Chemie nebst deren

2) Der richtige Weg ist, ein Glasröhrchen in den Ösophagus einzuführen und den Saft auszuhebern.

Methodik nicht fehlen. Dann aber kommt die eigentliche Fachausbildung. Sie kommt nun erst, weil es an elementarem Unterrichte fehlt, sonst liefe dieser dem anderen parallel. Ein Fach ohne Anleitung zu studieren, ist gewiß nicht leicht. Allein künftige Bewerber um Lehraufträge oder Lehrstühle der physiologischen Zoologie werden sich diese Mühe eben geben müssen: Literaturlesen, Versuche nachmachen und Neues erforschen, das ist das einzige Rezept, das man ihnen geben kann. Und bei alledem ist Einseitigkeit zu vermeiden: Es genügt durchaus nicht, etwa nur die Leistung des Nervensystems einer Reihe von Beispieltieren zu kennen: Verdauung, Atmung, Blut, Exkretion etc., von alledem muß eine Übersicht und einige experimentelle Routine verlangt werden. Über die Art und Weise, wie wir dieses Wissen unseren Schülern im zoologischen Institut zu Utrecht zu übermitteln streben — wie gesagt — ein andermal. Den Beweis, daß das Material des Studiums wert ist, mag ein Buch erbringen, in welchem das Schulungsmaterial vereinigt werden wird. Die von Bethe zitierten Bücher (S. 332) beabsichtigen ganz etwas anderes als das hier Besprochene[3]).

Zum Schlusse eine Bemerkung über den Namen des in Frage stehenden Faches: Bethe sagt auf Seite 329: „In Jordan's Forderung von Lehrstühlen für vergleichende Physiologie — er hat den ersten (? Verf.) dieser Art in Utrecht inne — ist zwar ein Programm eingeschlossen; mir scheint diese Bezeichnung aber nicht besonders glücklich. Vergleichend ist schließlich jede Naturwissenschaft; aber weder die Chemie, wenn sie die chemischen Eigenschaften der Elemente miteinander vergleicht, noch die Physik, wenn sie etwa die magnetischen Kräfte der Körper gegeneinander abwägt, nennt sich vergleichend." Richtig! Allein keine dieser Wissenschaften, soweit sie die Eigenschaften aller ihrer Objekte behandelt, steht dadurch im Gegensatze zu einem zu praktischen Zwecken spezialisierten Teile, dessen Objekt etwa ein einziges chemisches Element wäre. Nehmen wir an, daß durch irgendeine wichtige Praxis gezwungen, die chemische Wissenschaft sich in ihren Anfängen ausschließlich mit der Erforschung der Eigenschaften des Eisens und seiner Verwandten beschäftigt habe. Sie habe an der Hand dieser Untersuchungen die wesentlichsten Tatsachen der allgemeinen Chemie aufgedeckt. Schließlich würden Forscher auftreten, welche die Eigenschaften aller Elemente studieren und ihre Resultate syste-

3) Obiger Aufsatz ist zugleich eine Antwort an Stempell (Zool. Anz. Bd. 48, 1917, S. 221), der mich offenbar mißverstanden hat, wenn er sagt: „Ich bin, wie man sieht, mit Jordan der Meinung, daß der vergleichend-anatomische und vergleichend-physiologische Unterricht in der gleichen Hand liegen muß, und zwar in der Hand des Hauptvertreters der Zoologie." Ich trat lediglich dafür ein, daß der anatomische und physiologische Unterricht an zoologischen Instituten Hand in Hand gehe, beide in Händen offizieller Lehrkräfte.

matisieren wollten. Dann müßte man für den neuen Wissenszweig — den man aus praktischen Gründen getrennt von seinem älteren Bruder bearbeiten würde — einen Namen erfinden. Und dann scheint es mir nicht unmöglich, daß man von „vergleichender Chemie" redete. Wie viel mehr paßt der Name für ein biologisches Fach in Anbetracht der Einheitlichkeit des Lebens!

Bethe ist nicht dieser Ansicht, er sagt: „Dieses Beiwort (nämlich vergleichend) hat nur dann etwas Bezeichnendes, wenn — wie in der vergleichenden Anatomie — damit eine leitende Grundidee von programmatischer Bedeutung verbunden ist. Davon kann aber bei der Physiologie wohl kaum eine Rede sein. Die funktionellen Anpassungen wechseln hier oft schon so erheblich innerhalb einer Tierordnung, daß die Aufstellung eines einheitlichen Systems nach funktionellen Gesichtspunkten unmöglich erscheint." Ich bin mit Bethe völlig einer Meinung, daß man auf Grund tierphysiologischer Ergebnisse nicht zu einem System der Tiere kommen kann. Dies ist aber auch unsere Aufgabe nicht; die Vergleichung, als Grundidee der Zoophysiologie wird hierdurch nicht ausgeschlossen: Das Problem der Zoophysiologie ist die Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen, in die sie Ordnung, System zu bringen hat. Nun sagte ich schon, daß jede Organisation bestimmt ist, einmal durch Zugehörigkeit zu einer bestimmten Tiergruppe (Abstammung), sodann durch die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Umwelt. Diese doppelte Wurzel der Organisation macht eine Ordnung nach einheitlichen Gesichtspunkten unter Erschöpfung alles Vergleichbaren unmöglich. Daher denn auch die zoologische Systematik ausschließlich diejenigen übereinstimmenden Merkmale verschiedener Tiere verwertet, die sie durch gemeinsame Abstammung erklärt: hierbei handelt es sich vornehmlich um morphologische Merkmale. Den Zoophysiologen interessiert in erster Linie die Organisation im Zusammenhange mit der spezifischen Umwelt („Milieu"), deren Ansprüchen sie eben genügen muß. Wenn wir von gleichartigen Milieus ausgehen, so kommen wir — was die Organisation betrifft — zu einer außerordentlich fruchtbaren Vergleichung. Allein, da es uns keineswegs auf die Aufstellung eines einheitlichen Systems ankommt, so dürfen wir uns ruhig der beiden Gesichtspunkte bedienen: Wenn auch das gleiche „Milieu" gleichartige Befriedigung seiner Ansprüche fordert, so ist doch der Weg, der bei verschiedenen Tiergruppen zu dieser Befriedigung führt, recht verschieden, je nach dem (durch Abstammung zu erklärenden (Organisationsmaterial, das hierzu Verwendung findet (z. B. Giftzähne der Toxoglossen, Arthropoden, Schlangen). So liefert uns die funktionelle Anpassung verschiedenartigen Materials an (für große biologische Gruppen) mehr oder weniger gleichartige Umwelten „die leitende Grundidee von programmatischer Bedeutung". Vergleichende Serien,

einmal prinzipiell gleichartiger Organisationen[4]) in verschiedener Verwertung, auf der anderen Seite verschiedenartige Organisationen in ähnlicher Verwertung, das sind diejenigen Ergebnisse, die uns ein Recht geben, von „vergleichender Physiologie" zu reden und zu hoffen, daß unsere Forschungen uns einen tieferen Einblick in das Arbeiten, das „Können" der Natur gewähren werden. Daß der Weg gangbar und aussichtsreich ist — das läßt sich durch allgemeine Auseinandersetzungen nicht beweisen. Das Resultat zahlreicher, konsequent ausgenützter Jahre muß dies zeigen. Und schließlich wird es mit unserem Fache gehen wie es seinerzeit mit der vergleichenden Anatomie gegangen ist. Während Kölliker noch drohte, sein Amt niederzulegen, wenn man die vergleichende Anatomie dem Zoologen anvertraue, ist heute die Anatomie „aller" Tiere das wesentlichste Gebiet der Zoologen, die es mit ihren eigenen Fragestellungen nunmehr viele Jahrzehnte lang bearbeitet habe, nicht ohne dankbar anzunehmen, was medizinische Anatomen, wenn auch zuweilen von anderen Gesichtspunkten ausgehend, dazu beigetragen haben. So lasse man auch uns unseren Schülern lehren, was wir für wichtig achten zum Verständnis der Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen, und lasse uns trachten, diejenigen Probleme aufzulösen, die uns für dieses Verständnis wichtig erscheinen. Soweit mir bekannt, ist man von zoologischer Seite aus niemals engherzig gewesen: Man hat Leistungen der Mediziner stets dankbar anerkannt. Warum sollten medizinische Physiologie und physiologische Zoologie in Zukunft nicht vortrefflich, einander ergänzend, nebeneinander bestehen können?

Referate.

Reinhard Demoll. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion.

8°. 243 S. Mit zahlreichen Textfiguren. Braunschweig 1917, Fr. Vieweg u. Sohn.

In letzter Zeit sind verschiedene Darstellungen der Sinnesapparate der Arthropoden erschienen. Einmal von O. Deegener[1]) (1912), dann von S. Baglioni, C. v. Heß u. E. Mangold[2]) (1910 bis 1912). Dazu tritt nun die sehr anregend geschriebene Demoll'-

4) Im großen und ganzen beschränken sich solche Vergleichungen jeweils auf einzelne Organsysteme.

1) In Schroeders Handbuch der Entomologie Bd. 1, p. 141—233.

2) Im Handbuch der vergl. Physiologie von Winterstein.

sche Zusammenfassung. Der Verfasser hat in der Hauptsache auf morphologischer Grundlage aufgebaut und die Frage nach der Funktion tritt demgegenüber oft bedeutend zurück. Dies ist zu einem sehr großen Teile bedingt dadurch, daß über die Funktion der einzelnen Apparate häufig verhältnismäßig sehr wenig festgestellt ist.

Demoll gruppiert bei seiner Darstellung die Sinne in niedere Sinne, Chordotonalorgane, statische und dynamische Sinne und Augen. Die „niederen" Sinne leitet er im Prinzip vom Haar (Sinneshaar) ab und geht bei dieser morphologischen Betrachtungsweise so weit, selbst die chordotonalen Sinne, die gar keine morphologischen Beziehungen zu einem Haar haben, vielmehr häufig im Innern des Körpers liegen, ohne daß die Körperoberfläche dabei irgendwie modifiziert ist, hiervon abzuleiten! Unter die (höchst wichtigen) niederen Sinne rechnet der Verfasser den Tastsinn, Drucksinn, den thermischen, die chemischen Sinne und den Schmerzsinn. Es ist das also ein Sammelbegriff, der physiologisch keine Bedeutung beanspruchen kann. Eine Reihe von Sinnesapparaten sind leider nicht berücksichtigt, weil ihre Funktion dunkel ist und weil sie (so weit man bis jetzt weiß) nur einzelnen Gruppen zukommen. Verfasser verweist hierfür auf die Zusammenstellung von Deegener (s. o.) für Insekten.

Die Papillensinnesorgane am Grund der Schwinger der Fliegen hat D. den chordotonalen Organen zugerechnet, obgleich sie mit diesen wenig Verwandtschaft zeigen, so fehlt z. B. wie erwähnt, bei den echten primitiven chordotonalen Organen (u. a. auch in den Segmenten der Dipterenlarven) eine Beziehung zu einem Sinneshaar oder modifizierten Sinneshaar der Körperoberfläche vollständig; die Saitenorgane sind im Innern des Körpers zwischen zwei Stellen der Körperoberfläche ausgespannt und haben wohl, wie längst von verschiedener Seite, auch z. B. vom Referenten für die chordotonalen Organe an der Halterenbasis angenommen wurde, mit der Aufnahme von Spannungsänderungen in der Saite zu tun. Bei den Papillenorganen der Schwinger dagegen sehen wir für jede einzelne Sinnesnervenzelle eine feste Beziehung zu einer ganz bestimmt modifizierten Hautpartie, die man morphologisch immer noch von einem Haar ableiten kann, wenn man auf eine solche Betrachtung Wert legt. Der Verfasser vertritt bei ihnen in der Grundfrage die zuerst von mir vertretene Auffassung über die Funktion, ohne jedoch dies oder die von mir beigebrachten Beobachtungen, die in manchem Stück erwähnenswert gewesen wären, anzuführen. Die ganze Beziehung der Organe zum Flug (Steuerung), vielleicht auch zur Orientierung, die darauf hinweist, daß wir in den kuppelförmigen Papillenorganen der Insekten zusammen mit den echten primitiven Chordotonalorganen (wie z. B. in den Rumpfsegmenten der Dipterenlarven), allem Anschein nach Sinnesorgane vor uns haben, die (in gewissem Sinne den statischen Organen zu vergleichen) über die Lage des Körpers in der Ruhe, beim Gehen, Kriechen, Schwimmen, Fliegen Aufnahmen vermitteln, ist kaum oder gar nicht

berührt. Andererseits hat der Verfasser auch, und wohl mit Recht, die von anderer Seite ausgesprochenen Anschauungen, daß es sich bei diesen Organen um Gehörorgane, ja um Geruchsorgane handle, gar nicht erwähnt, obgleich sie z. T. aus neuester Zeit stammen, wie z. B. die Versuche von Mc Indoo[3]) der in den Papillenorganen der Flügel die Geruchsorgane sehen will.

Im Anschluß an die echten Chordotonalorgane bespricht D die anscheinend bei allen Insekten im Fühlergrund liegenden Johnston'schen Organe, die jenen im Baue nahe stehen und nach Demoll's Auffassung, die nicht unberechtigt erscheint, den statischen Organen in ihrer Funktion nahe stehen dürften.

Die tympanalen Chordotonalorgane sehen wir seit Graber als Hörorgane an; ob noch andere Sinnesapparate bei Gliedertieren (Haare?) dem Hören dienen, ist noch nicht sicher zu beantworten.

Die statischen Sinne im engeren Sinne (Statocysten) begegnen wir unter den Gliedertieren vorwiegend bei den höheren Krebsen; über ihre Funktionsweise sind die Grundvorstellungen seit Delage klargelegt. Ein merkwürdiges Organ, das ohne Zweifel ebenfalls statische Funktion besitzt, findet sich (Baunacke) bei den Wasserwanzen (*Nepa*, Larve und Imago), bei welchen eine Luftblase den spezifischen Reiz in der Sinnesgrube ausübt.

Der Hauptteil des Werkes dient der Darstellung der Sehorgane, zum großen Teil auf Grund eigener, besonders auch morphologischer Untersuchungen des Verfassers.

Als den eigentlichen Aufnahmeapparat für das Licht haben wir nach Hesse die Stäbchensäume der Sehzellen anzusehen, eine allen Sehapparaten gemeinsame Bildung. Der nähere Bau der Augen ist in den verschiedenen Gruppen der Arthropoden außerordentlich mannigfaltig und der Verfasser führt uns eine bedeutende Zahl verschiedener Formen vor, aus denen hier nur einige Fälle herausgegriffen werden können. Wir begegnen einmal einfachen Augen, aus denen sich an verschiedenen Stellen (von einander unabhängig) zusammengesetzte (Facetten-) Augen entwickeln. So einmal unter den Myriapoden bei *Scutigera*, dann unter den Arachnoideen und Xiphosuren bei *Limulus*. Bei allen Arachnoideen finden wir Linsenaugen, meist in größerer Zahl und in bedeutender Vielgestaltigkeit bei den verschiedenen Ordnungen. Wir begegnen dabei nicht selten muskulösen Hilfsapparaten, durch welche die Netzhaut senkrecht zur Augenachse hin- und hergezogen werden kann (z. B. *Salticus*), dann kommen außer Formen mit eversem Bau der Netzhaut, wobei die lichtempfindlichen Rhabdome am distalen Ende der Sehzelle, an den dioptrischen Apparat sich anschließen, Formen vor mit inversem Bau der Netzhaut (z. B. Araneiden), wobei die Sehzelle sich gewissermaßen umkehrt und der zellhaltige Körper der Sehzelle entweder vor (distal) vom Rhabdom liegt, oder seitwärts von der lichtempfindlichen Region

3) Mc Indoo, The olfactory sense of the Honeybee, J. of exp. Zool. 1914 Vol. 16.

der Netzhaut, u. s. w. Das erste Auftreten dieser Inversion scheint mit dem Auftreten eines lichtreflektierenden Tapetums hinter der Netzhaut zusammenzuhängen; doch ist ein solches nicht in allen Fällen vorhanden.

Über die Funktion der Arachnoideenaugen sei erwähnt, daß wir wahrscheinlich Augen mit differenten speziellen Anpassungen zu unterscheiden haben, so Augen zum Sehen in die Ferne, Sehen in die Nähe, für Dämmerung, für helles Tageslicht.

Bei den Insekten und Krebsen haben wir wiederum neben einfachen Augen von sehr verschiedenem Bau die Ausbildung von facettierten Augen festzustellen, für die man hier vielleicht eine gemeinsame Urform annehmen darf. Auf die Stemmata der Insektenlarven, die Ocellen der entwickelten Insekten, das Medianauge der Krebse und auf zahlreiche specielle Formen, z. B. *Copilia*, die großes Interesse verdienen, kann hier nicht eingegangen werden, nur das Facettenauge der Insekten und Krebse sei besonders hervorgehoben. Hier ist außer dem Bau auch die Funktionsweise seit Exner im wesentlichen geklärt und der Verfasser gibt eine klare Darstellung der Dioptrik und der Verhältnisse des Appositions- (Tagesinsekten) und des Superpositionsauges (Nachtinsekten, Krebse), der Pigmentwanderungen dabei und anderer Einrichtungen, wie z. B. der häufigen Herausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens. Auch die Entfernungslokalisation (nach Verf. durch Zusammenwirken der zusammengesetzten Augen mit den Ocellen), die Adaptation und schließlich die Frage des Farbensehens wird besprochen, wobei Verf. vorwiegend auf Grund der Versuche von v. Hess einer- und v. Frisch andererseits zwar für die Krebse ein Farbensehen nicht für erwiesen ansehen will, wohl aber für die Insekten (freilich unter Verkürzung des Spektrums am roten Ende), obgleich bei diesen die Verteilung der Helligkeitswerte im Spektrum (v. Hess) gleich ist wie beim total farbenblinden Menschen.

Die Physiologie der facettierten Augen ist, wie aus dem wenigen Mitgeteilten ersichtlich ist, heute schon ein vielfach und erfolgreich angebautes Gebiet. Wenn sich das Interesse mehr diesen sinnesphysiologischen Fragen zuwenden wird (was in früheren Jahrzehnten weniger der Fall war), wird auch die Methodik, besonders auch für das Studium der sogenannten niederen Sinne, von denen oben gesprochen wurde, ausgebildet werden (immer unter sorgfältigem Studium der einzelnen Tierform und ihrer Lebensgewohnheiten) und das wird uns schließlich eine Vorstellung verschaffen von dem, was in die zentralen Nervenorgane dieser Tiere eintritt. **E. Weinland.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel, Professor der Botanik und Dr. R. Hertwig, Professor der Zoologie in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **April 1918** **Nr. 4**

ausgegeben am 10. Mai

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: A. Schaedel, Biologische Betrachtungen zur Frage der Malariarezidive und der Malariaverbreitung. S. 143.
R. Stumper, *Formicoxenus nitidulus* Nyl. S. 161.
Referate: Fr. Zacher, Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. S. 180.

Biologische Betrachtungen zur Frage der Malariarezidive und der Malariaverbreitung.

Von Dr. Albert Schaedel.

(Aus der bakt.-hygien. Abteilung des Festungslazaretts Mainz. Leiter: Stabsarzt Privatdoz. Dr. Georg B. Gruber.)

Es ist eine bekannte Tatsache, „daß auslösende Ursachen der Rezidive von Infektionskrankheiten“ alle möglichen die Resistenz des Organismus schädigenden Einflüsse (Ziemann) sein können. Für die Hervorbringung von Malariarückfällen ist gerade in den letzten drei Kriegsjahren eine reiche Fülle von Beobachtungen bekannt geworden.

Als solche werden die verschiedensten Ursachen erwähnt: Interkurrente Krankheiten (Ziemann), Wochenbett und Verletzungen mit Blutverlust (Külz), Aufregungen (Ziemann, Mühlens), plötzliche Anstrengungen und vermehrte Muskelarbeit (Ziemann, Silatschek und Falta), Erkältungen (Ziemann), ungewohnte Hitze und Kälte (Ziemann), oft auch künstlich hervorgerufen durch warme oder kalte Duschen auf die Milzgegend (Eisner, Mühlens).

warme Packungen (Mühlens), Dampfbäder (Silatschek und Falta), oder durch subkutane Injektion Fieber erregender Mittel (Eisner), Injektionen von Milch (Ziemann, Bauer, Thaller von Draga), von Nukleohexylen (Mink), von kleinsten Chinindosen (Thaller von Draga), von Salvarsan (Liebermann und Bilfinger), von Pferdeserum (Bauer), von Tuberkulin (Fuchs-Wolfering), von Pockenlymphe (Sieber), die Typhusschutzimpfung (Jastrowitz, Thaller von Draga, Diembrowski), schließlich Temperatur und Sonnenscheindauer (Lenz), Sonnenbestrahlung und Sonnenlicht (von Heinrich, Kißkalt).

In der Mehrzahl der angeführten Fälle, die hiermit keineswegs als erschöpft aufgezählt gelten können, handelt es sich um Zustände, die durch rein innere (organogene) Bedingungen veranlaßt werden. Hierher gehören in erster Linie interkurrente Krankheiten, Verletzungen mit Blutverlust und nicht minder die durch die mannigfachsten Injektionsmodi geschaffenen Verhältnisse, die ja in der Regel lokale, wenn nicht gar totale Störungen (durch Blutdruckänderungen, durch Überschwemmung mit Antikörpern u. s. w.) bewirken. Es ist aber auch zweifellos, daß die Verhältnisse des Kriegslebens — fortgesetzte Überanstrengungen, Übermüdungen, Durchnässungen, ungeregelte Lebensweise, plötzliche Kälte- oder Wärmeeinwirkung od. dergl. — in höchstem Grade dazu angetan sind, die inneren Bedingungen des menschlichen Organismus für das Angehen einer Infektionskrankheit (wie es u. a. G. B. Gruber und A. Schaedel für die Ruhrinfektion darlegten) besonders günstig gestalten.

Daß aber auch allmählich bewirkte und stetig gesteigerte äußere Einflüsse ohne direkte oder kaum wahrnehmbare organogene Beeinflussung Rezidive auszulösen vermögen, ist eine ebenso alte Erfahrung. Hier spielen die klimatischen Einflüsse, das Milieu, die größte Rolle. Malarianeuerkrankungen selbst sind ja in den meisten Fällen als Funktionen der wechselvollen meteorologischen Faktoren angesprochen worden. Neuerdings haben Lenz und Kißkalt diese, den rein äußeren Faktoren, zuzuschreibenden Zustände als Hauptanlaß zur Rezidivbildung bezeichnet.

Wie sich die inneren und äußeren Reizwirkungen an der Entstehung von Malariarezidiven beteiligen vermögen, habe ich versucht an einer großen Anzahl von Fällen von Malariarückschlägen, die im Seuchenlazarett bei Mainz in den Jahren 1916 und 1917 zur Beobachtung kamen, zu ergründen.

In dem mit einer größeren Malariastation versehenen Seuchenlazarett bei Mainz fanden in den genannten Jahren 375 Malariakranke Aufnahme. Der Zugang erfolgte teils von Revieren der in hiesiger Garnison untergebrachten Ersatztruppenteile, teils von Urlaubern, zu annähernd zwei Drittel der Gesamtmenge aber durch

direkte oder indirekte Überweisung aus Feldlazaretten. Wie die Anamnesen ergaben, hatten alle eingelieferten Kranken Malaria im Felde durchgemacht und in der Mehrzahl der Fälle bereits längere Zeit nach scheinbar erfolgreicher Chininbehandlung wieder ihren Dienst bei der Truppe versehen. Annähernd 80% der Zugänge waren Rückfälle von Malaria tertiana, 20% solche von Malaria tropica, einige von Mischinfektionen dieser beiden Formen. Latente Malariafälle, die ja gerade bei der perniziösen Malaria häufiger beobachtet werden (Kirschbaum), und auch von Stadelmann, Mosse, Silatschek und Falta bei dem Dreitagefieber gerade für kältere Klimaten beschrieben werden konnten, wurden ebenso wie Neuinfektionen in den beiden letzten Jahren niemals wahrgenommen. Eine noch im Jahre 1885 in Mainz beobachtete Anophelesart, die damals bei der Ausführung von Kanalarbeiten durch Italiener von fachmännischer Seite (v. Reichenau und Sack) festgestellt wurde und Anlaß zu einer Anzahl von Neuerkrankungen gab, konnte denn auch trotz eifrigster Nachfahndung im Stadtbezirk im Seuchenlazarett und den in seiner Nähe gelegenen Bauerndörfern Zahlbach und Bretzenheim niemals gefunden werden. Der alte innerste Festungsbereich Mainz kann also nach diesen Feststellungen der letzten Jahrzehnte als ein Enklave in dem von altersher als Anophelesgegend und Sitz endemischer Malariaherde wohlbekannten Mainzer Becken (Ziemann) betrachtet werden.

Wie mir Herr Prof. Dr. Sack-Frankfurt a. M., der im Jahre 1910 im Auftrage der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft zu Frankfurt a. M. die Verbreitung der Fiebermücken einer eingehenden tiergeographisch-systematischen Untersuchung unterzog, in freundlichster Weise mitteilte — wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte —, finden sich die Anophelesarten *A. maculipennis* Mg. und *A. bifurcatus* L. in der ganzen Rheingegend von Basel bis Bingen. Um Irrtümer auszuschließen, hat der bekannte Dipterologe sich damals von allen Orten, an denen Anophelinen gefunden wurden, Belegstücke schicken lassen, die im Senckenbergischen Museum aufbewahrt werden. Als Fundstelle sind Sack bekannt geworden Mannheim und Ludwigshafen. Als geradezu massenhaft bezeichnet er das Vorkommen im Rheingau und einzelnen Orten Rheinhessens, wie Frei-Weinheim, Mittelheim, Erbach, Geißenheim, Niederingelheim und Heidesheim. Oppenheim ist nach Medizinalrat Dr. Balzer-Darmstadt ein endemischer Herd (Sack). Ferner bezeichnete mir Herr Prof. Dr. List-Darmstadt das Ried als Fundort von Anophelinen und Herr Prof. Dr. Schmidtgen-Mainz die Gegend um Schierstein und die Stadt Oppenheim.

Bei sorgfältigster und konsequenter Überwachung der hygienischen Vorsichtsmaßregeln (Verhinderung der Tümpelbildung nach

regenreichen Tagen im Frühjahr durch geeignete Entwässerung, Benutzung von Mückenfenstern in den Krankensälen und vor allem Überwachung des Verbots für Malariakranke in der Dämmerung im Freien zu verweilen, wurden außerdem die Bedingungen für ein Umsichgreifen der Malaria ohnedies auf die geringste Möglichkeit herabgesetzt.

Im ganzen wurden im Jahre 1916 11, im Jahre 1917 364 Malariarückfälle beobachtet.

Diese Zahl verteilt sich folgendermaßen:

Zugänge von den Truppen 103 (1916 3) d. i. 28,3 % (1916 27,3 %),
„ durch Urlauber 41 (1916 3) d. i. 11,3 % (1916 27,3 %),
„ aus Feldlazaretten 208 (1916 4) d. i. 57,1 % (1916 36,4 %).

Tabelle I (s. S. 147) gibt eine Zusammmenstellung der Zugänge nach ihrer Herkunft und Häufigkeit in den einzelnen Monaten.

In dieser Tabelle habe ich außerdem in einer besonderen Reihe eine Anzahl von Zugängen (1916 1 Fall, 1917 12 Fälle) eingefügt, die ursprünglich wegen anderen Krankheitserscheinungen zur Einlieferung kamen. Es waren dies schwerste Erkrankungen, wie Lungentuberkulose und Bronchitiden (sechsmal), Diphtherie und Ruhr (je zweimal), chronischer Darmkatarrh, Erysipel, Mittelohrentzündung nach Scharlach (je einmal). Bei diesen Infektionskrankheiten traten erst im Laufe der Krankheit derartige typische Fiebererscheinungen (zu den ohnedies schon vorhandenen) mit Schüttelfrösten hinzu, die den Verdacht auf Malaria aufkommen ließen. Anamnestisch konnte dann leicht festgestellt werden, daß die Patienten im Felde malariakrank gewesen waren[1]). Diese Erkundungen wurden dann auch in den meisten Fällen durch den Plasmodiennachweis im Blute bestätigt.

Hier tritt uns also eindeutig die schwerste Infektionskrankheit mit ihren den Kranken schwer schädigenden Erscheinungen als auslösende innere Ursache der Malariarezidive vor Augen.

Ungleich schwerer vermögen wir bei den Urlaubern den Ausbruch der Malariarezidive auf innere Einflüsse zurückzuführen. Hier liegen keine exakten Hinweise auf derartige innere Ursachen auslösende Reize vor. Wir können nur vermuten, daß etwa infolge des Zusammenwirkens verschiedenster physischer und psychischer Agentien (Erregungen beim Wiedersehen von Angehörigen, von Haus und Hof nach langer Trennung, Rückkehr in alte, seither gänzlich entwöhnte Verhältnisse, Klimawechsel und sonstige Zustände) die Auslösung der Fieberanfälle hervorgerufen worden sind. Beachten wir jedoch die Verteilung dieser Fälle auf die Monate

1) Herrn Dr. G. Bautzmann (Mainz, Seuchenlazarett) bin ich hierbei für manche Mitteilung zu Danke verpflichtet.

Tabelle I.

Zusammenstellung der in den Jahren 1916 und 1917 im Seuchenlazarett zu Mainz beobachteten Malariarezidive.

Jahr	Monat	Zugang von Truppe	Zugang von Truppe wegen anderer Krankheit	Zugang aus Urlaub	Zugang von auswärtigen Lazaretten	Insgesamt
1916	Januar	—	—	—	—	—
	Februar	1	—	—	—	1
	März	—	—	—	—	—
	April	—	—	—	—	—
	Mai	—	—	—	—	—
	Juni	—	—	—	—	—
	Juli	—	—	—	4	4
	August	1	—	—	—	1
	September	—	—	—	—	—
	Oktober	—	1	1	—	2
	November	1	—	1	—	2
	Dezember	—	—	1	—	1
	Insgesamt:	3	1	3	4	11
1917	Januar	1	—	—	—	1
	Februar	5	—	1	—	6
	März	6	1	—	—	7
	April	9	—	1	—	10
	Mai	19	3	1	1	24
	Juni	21	2	3	—	26
	Juli	9	—	10	33	52
	August	13	3	7	60	83
	September	10	1	11	71	93
	Oktober	7	2	2	27	38
	November	1	—	4	5	10
	Dezember	2	—	1	11	14
	Insgesamt:	103	12	41	208	364

(Fig. 1), so muß uns auffallen, daß in der wärmeren Jahreszeit (Juli—September) die größte Anzahl von Rückfällen bei den Urlaubern beobachtet werden konnte.

In geradezu herausfordernder Weise tritt die Verteilung der von den Truppen gesandten Kranken in den einzelnen Monaten hervor. Hier können wir, wie mir scheint, von direkt bewirkenden inneren Faktoren überhaupt nicht sprechen, wenn wir von der bis

jetzt allerdings noch nicht erwiesenen, immerhin denkbaren Möglichkeit gewisser, infolge der wärmeren Jahreszeit auftretenden Stoffwechselprodukte im Körper des Menschen absehen wollen. Die eingebrachten Mannschaften waren größtenteils mehrere Wochen, ja Monate bei ihrer Truppe, machten ihren geregelten und gewohnten Dienst ohne — wie sie versicherten — besondere Mühen und Anstrengungen, bis plötzlich ein neuer Fieberanfall sich einstellte. Hier liegen also anscheinend direkte Einflüsse innerer Art nicht vor, wir müssen die Veranlassung solcher Rezidive suchen in der Wirkung von äußeren Faktoren, in Einflüssen des Milieus.

Diesen Gedankengang hat auch Lenz vertreten. Er hat den Satz niedergeschrieben: „Es ist eine bekannte Erscheinung, daß das Auftreten von Malariainfektionen in unseren Klimaten weitgehend mit der Temperatur parallel geht. Daß auch die Rezidive von der Außentemperatur abhängig sind, ist ebenfalls bekannt“ (Lenz). Lenz vermochte bei seinen Beobachtungen im Gefangenenlager Puchheim auf der oberbayrischen Hochebene während der Jahre 1915 und 1916 weiterhin nachzuweisen, daß die Kurve der Rezidive genau wie die der Neuerkrankungen verlief.

Danach wurden im April 1915 gar keine Malariafälle beobachtet. Die Kurve der Rezidive des Jahres 1915 schnellte genau mit dem Einsetzen der warmen Jahreszeit empor, erreichte schon vor dem Eintritt der wärmsten Zeit ihren Höhepunkt und fiel dann allmählich wieder, immer parallel mit der Temperaturkurve verlaufend, ab.

Das gleiche Ergebnis konnte ich bei einem Vergleich mit den mittleren Monatstemperaturen feststellen. Meinen Untersuchungen liegen die Aufzeichnungen des meteorologischen Dienstes im Großherzogtum Hessen für die monatlichen Temperaturmittel der Jahre 1907—1917 zu Mainz und von der meteorologischen Abteilung des Physikalischen Vereins zu Frankfurt a. M. für die Tages- beziehungsweise Monatsmittel von Frankfurt a. M. der Jahre 1857—1916 zugrunde.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Greim-Darmstadt für die Überlassung der Notierungen der Mainzer Temperaturen, ganz besonders aber Herrn Prof. Dr. Boller, Leiter der meteorologischen Abteilung des Physikalischen Vereins zu Frankfurt a. M. für die Überlassung der Tabellen und manchen freundschaftlichen Rat meinen herzlichen Dank sagen.

Tabelle II.

Temperatur-Monatsmittel für Mainz 1908—1917.

Monate:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1908	—2,2	3,4	4,7	8,0	15,4	19,5	19,3	16,2	14,0	9,0	3,0	1,1
1909	—0,4	0,5	4,4	10,9	14,1	15,8	17,2	18,7	14,6	11,1	4,1	3,7
1910	3,1	4,4	5,8	10.1	14,6	18,5	17,7	18,1	13,5	11,2	4,2	4,1
1911	0,4	3,5	6,6	9,6	15,4	17,2	22,2	22,4	16,8	10,2	6,1	4,8
1912	1,6	4,0	8,5	9,8	15,1	17,9	20,3	15,3	11,3	8,1	4,4	3,3
1913	1,6	3,2	8,6	9,9	14,8	17,0	16,4	17,3	14,8	11,0	8,8	3,6
1914	—1,8	3,0	7,1	12,6	13,2	16,5	19,3	19,4	14,4	10,1	5,1	5,3
1915	2,7	3,4	4,9	9,4	16,1	20,3	18,7	17,8	14,3	8,6	3,4	5,6
1916	6,2	3,3	6,6	10,4	15,7	14,9	18,3	18,2	14,2	10,6	5,8	3,2
1917	—0,1	—1,6	2,7	6,8	18,2	20,7	19,6	18,2	16,7	8,5	6,5	—0,2
1908—1917	1,1	2,7	6,0	9,8	15,3	17,8	18,7	18,2	14,5	9,8	5,1	3,5

Tabelle III.

Temperatur-Monatsmittel für Frankfurt a. M. 1857—1916.

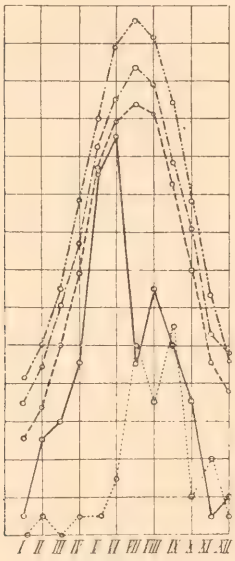
Monate:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1857—1907	0,3	2,1	5,0	9,7	14,0	17,8	19,2	18,3	14,9	9,6	4,6	1,1
1908	—2,4	2,7	4,6	7,5	15,1	19,3	19,2	15,9	13,4	8,8	2,6	0,8
1909	—0,5	—0,2	4,2	10,4	13,6	15,4	16,8	18,3	14,2	11,1	3,5	3,5
1910	2,7	4,2	5,4	9,7	14,2	17,9	17,1	17,7	13,2	11,1	3,8	3,8
1911	—0,3	3,3	6,4	9,2	14,9	16,7	21,5	21,9	16,1	10,0	6,0	4,5
1912	1,2	4,0	8,3	9,3	14,7	17,4	19,8	15,3	10,8	7,7	4,1	3,1
1913	1,5	3,4	8,3	9,5	14,3	16,5	15,9	16,8	14,4	10,8	8,5	3,0
1914	—2,4	4,1	6,7	12,4	12,6	16,1	18,6	19,1	13,8	9,7	4,5	5,5
1915	2,1	3,3	4,3	8,9	15,4	19,8	18,2	17,2	13,8	8,3	2,9	5,6
1916	5,5	2,8	6,6	10,2	15,3	14,2	17,5	17,7	13,7	10,0	5,6	2,8
1908—1916	0,7	2,9	6,1	9,3	14,5	17,0	18,1	17,8	13,7	10,1	4,6	3,6

Die Beobachtungen dieser beiden Wetterstellen sind in Tab. II und Tab. III niedergelegt.

Die mittleren Monatstemperaturen sind erhalten als Durchschnitt der festgestellten mittleren Tagestemperaturen, die wiederum nach der Formel $\frac{7^a + 2^p + 2,9^n}{4}$ aus den Beobachtungen um 7 Uhr vormittags, 2 Uhr nachmittags und 9 Uhr abends berechnet sind.

Die Parallelität der einzelnen Temperaturenkurven, die ich, um Vergleichswerte zu schaffen, durch Zusammenziehung der Temperaturen einer Reihe von Jahren (Mainz 1908—1917; Frankfurt 1857—1907 und 1908—1916) erhielt, unter sich einerseits und bezüglich der Rezidivkurve bis zum Juni (also in stetig aufsteigenden Zweigen) andererseits, fällt ohne weiteres in die Augen (cf. Fig. I).

Fig. I. Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Rezidivkurve (Truppe —, Urlauber) von der Temperarur.



Temperaturkurven:
— — — Mainz 1908—1917,
—·—·— Frankfurt 1908—1916,
—·—·— „ 1857—1907.

Im Juni hat die Rezidivkurve ihren Gipfel erklommen, während alle drei Temperaturkurven erst im Juli ihre Maxima erreichen. Die Rezidivkurve fällt von Juni ab, um im August nur erneut schwach anzusteigen; sie sinkt von diesem Zeitpunkt ab stetig weiter in Übereinstimmung mit den Temperaturkurven. Die Kurve verläuft also ganz analog der von Lenz beobachteten: „Die Kurve der Malariarezidive des Jahres 1915 schnellt genau mit dem Einsetzen der warmen Jahreszeit empor. Von durchaus sachlicher Bedeutung aber ist es, daß der Gipfel der Temperatur oder, was dasselbe ist, daß die Malariakurve früher abfällt als die Temperaturkurve.“ Auch mit den u. a. von Kirschbaum, Werner und Mink als typisch bezeichneten Malariakurven, welche bis Mai steigen, im Juni wieder abfallen, sich von Juli an wieder erheben bis zum Gipfelpunkte im August—September und von da ab bis zum Winter steil abklingen, zeigt die festgelegte Kurve harmonische Übereinstimmung. Die größeren Entfaltungen August—September dürften hierbei aber auf die von diesen Forschern inzwischen zahlreich beobachteten Neuinfektionen zurückzuführen sein.

Vergleiche, die ich in ähnlicher Weise mit anderen, im Laufe des Jahres stärker variierenden meteorologischen Größen, den monatlichen Durchschnittswerten der Bewölkung und der relativen Feuchtigkeit (beide beobachtet für Frankfurt a. M.; für die Jahre 1880—1907 und 1908—1916) anstellte, führten gleichfalls zu ähnlichen Abhängigkeiten.

Die Grade der Bewölkung sind in Abstufungen von 0—10 aus der beigefügten Tabelle IV zu ersehen.

Tabelle IV.

Mittlere Durchschnittsgrade der Bewölkung für Frankfurt a. M. 1880—1916.

Monate:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1858—1907	7,0	6,5	5,7	5,5	5,3	5,4	5,3	5,0	5,3	6,6	7,3	7,6
1908	5,1	7,6	5,7	3,7	4,3	2,4	3,1	5,1	5,0	3,8	6,4	9,0
1909	5,5	5,6	7,1	4,8	3,8	6,4	7,4	5,3	6,0	6,6	8,0	7,2
1910	7,8	7,8	4,6	5,8	5,1	6,6	6,8	5,3	6,2	5,7	8,3	8,2
1911	7,8	6,8	6,5	5,4	6,1	6,1	3,1	4,4	5,0	6,5	8,8	8,2
1912	7,9	8,1	7,7	5,1	5,9	6,3	5,0	8,1	6,8	6,9	8,5	8,0
1913	7,8	5,2	7,0	6,5	6,3	6,7	6,8	5,9	5,2	7,2	8,8	8,1
1914	6,2	6,8	7,7	5,0	7,2	6,3	6,5	5,1	5,4	8,2	8,7	8,2
1915	8,5	7,7	7,6	5,4	5,0	3,9	6,2	7,4	6,1	8,0	8,1	8,6
1916	8,3	8,1	6,5	5,9	5,8	7,2	5,9	6,3	6,0	7,7	7,9	8,8
1908—1916	7,2	7,1	6,7	5,3	5,5	5,7	5,6	5,9	5,7	6,7	8,3	8,3

Sie werden in der Weise angegeben, daß man zu ermitteln sucht, wie viel Zehntel des sichtbaren Himmelsgewölbes von Wolken verdeckt sind. Zur Bestimmung dieser Größe denkt man sich die vorhandenen Wolken so lückenlos zusammengerückt, daß sie sich nicht decken und schätzt nun ab, wie viel Zehntel (0—10) der Himmelsfläche die ganze Wolkenmasse einnimmt. Es bedeutet also

0 einen ganz heiteren Himmel,
5 einen halb verdeckten Himmel,
10 einen ganz bedeckten Himmel.

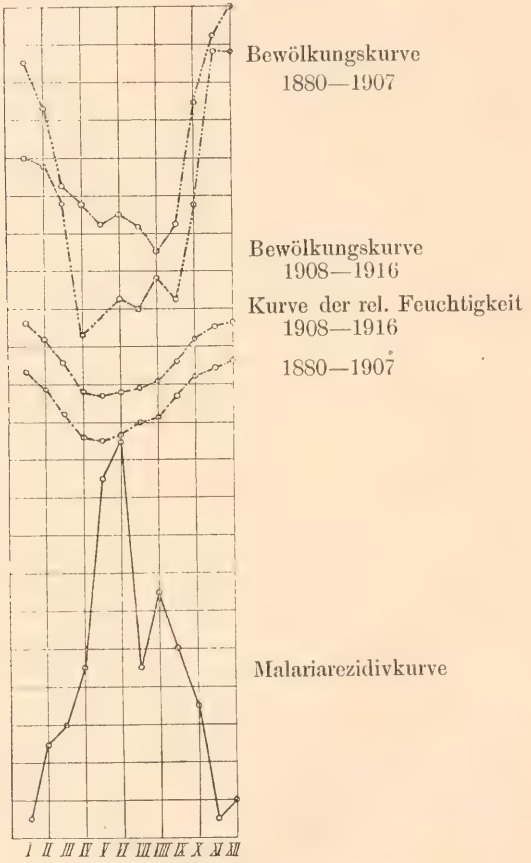
Mit 3 ist die Größe der Bewölkung zu bezeichnen, wenn etwa ein Drittel des Himmels von Wolken bedeckt ist. Bei dieser Schätzung der Größe der Himmelsbedeckung hat man lediglich die von den Wolken eingenommene Himmelsfläche festzustellen ohne Rücksicht auf deren Dichte oder Mächtigkeit. Diese Werte habe ich aus technischen Gründen in meinen Kurven und Tabellen nicht berücksichtigt. Es sei aber darauf hingewiesen, daß bei ihrer Hinzuziehung die Gegensätze noch schärfer und deutlicher in Erscheinung treten.

Fig. 2 läßt die Abhängigkeit der Rezidivzahl von der Bewölkung unschwer erkennen. Während der Monate Oktober—März ist die Bewölkung im Durchschnitt relativ stark und — was beigefügt sein mag — auch dicht. Ihre Maximalwerte erreicht sie sowohl 1858—1907 als auch 1908—1916 in den Monaten November und Dezember, während ihre mittleren Minima in diesen Zeiträumen nahezu konvergierende Übereinstimmung ergeben. Bei dem höchsten Grade der Bewölkung stellen wir die geringste Zahl der Rezidive fest, mit zunehmender Belichtung erfolgt Ansteigen der Rezidiv-

kurve, zur Zeit der größten Helligkeit beobachten wir die stärkste Rezidivauslösung. Mit zunehmender Bewölkung gehen dann die Rezidive sehr schnell zurück.

Ganz übereinstimmend lassen sich Beziehungen zwischen Rezidivbildung und relativer Feuchtigkeit feststellen (Fig. II und Tab. V).

Fig. II. Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Rezidive von Bewölkung und relative Feuchtigkeit.



Hier läßt sich erkennen: Bei größter Feuchtigkeit der Atmosphäre kommt es nur gelegentlich zur Rezidivauslösung. Zunehmende Trockenheit veranlaßt ein Anwachsen der Malariarückfälle. Bei größter Trockenheit ist diese Reaktion am stärksten. Beginnende Wassersättigung der Luft bewirkt Rückgang der Rezidive.

Welches sind nun die Gründe für diese so augenfälligen Abhängigkeitsverhältnisse?

Tabelle V.

Mittlere monatliche relative Feuchtigkeit der Luft (in %) für Frankfurt a. M. 1880—1916.

Monate:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1880—1907	83,0	79,0	72,0	66,0	65,0	67,0	70,0	71,0	77,0	82,0	84,0	86,0
1908	95,0	82,5	83,7	70,8	73,2	68,9	69,4	75,8	77,6	83,2	86,8	87,3
1909	87,5	88,8	88,4	71,0	58,6	69,1	71,0	71,6	78,7	82,9	85,5	84,6
1910	86,8	80,9	74,7	61,3	65,2	70,7	73,9	72,5	80,3	80,1	83,7	86,9
1911	87,4	78,0	72,4	63,6	67,4	65,8	57,3	53,9	66,3	79,8	85,6	87,8
1912	82,8	83,4	76,0	62,3	64,6	68,0	66,6	76,1	76,0	81,7	84,4	89,6
1913	85,0	76,5	73,6	71,3	71,1	70,4	77,7	71,7	80,0	86,0	87,1	86,5
1914	90,5	88,9	81,1	66,7	73,1	71,4	74,5	71,7	74,1	83,0	87,0	82,3
1915	81,5	80,3	76,6	68,4	61,8	55,8	62,4	71,7	70,5	81,8	83,6	84,9
1916	81,5	81,1	74,2	68,6	65,4	69,0	71,6	71,3	77,9	79,8	83,7	87,3
1908—1916	86,8	82,2	75,6	68,1	66,6	67,7	69,2	70,7	75,6	82,0	85,3	86,1

Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir uns über die bei einem Malariarückfall in Erscheinung tretenden biologischen Prozesse des Erregers vor Augen halten.

Ziemann nimmt an (p. 181), daß in solchen Fällen Malariakeime schon längere Zeit in einer Form im Körper sich fanden, welche gegen äußere Eingriffe, seien es Schutzkräfte, seien es Medikamente wie Chinin (Morgenroth!) widerstandsfähig waren. Es ist ja eine augenfällige Tatsache, die jeder, der sich längere Zeit mit dem Studium der Malariablutbilder befaßt, bestätigen wird, daß längere Zeit hindurch in fieberlosen, anfallsfreien Perioden alle Arten plasmodialer Entwicklungsgebilde, also neben Sphären auch Formen des agamen Vermehrungskreises beobachtet werden können. Ob diese letzteren, wie auch Mühlens und Külz anzunehmen glauben, imstande sind, eine, namentlich im Hinblick auf die Schnelligkeit der Rezidivauslösung nach mancherlei inneren Reizen, eindeutige Erklärung zu geben, erscheint mir unwahrscheinlich, zumal für diese Auffassung ja auch ein experimenteller Beweis noch nicht erbracht ist.

Seit Schaudinn's grundlegender Beobachtung ist der biologische Ausdruck für die Auslösung eines Malariarezidivs die Mobilisierung der im Ruhezustand im Knochenmark verharrenden Gametocyten. Durch besondere Reizwirkung veranlaßt, schreiten die Gameten zur Parthenogenese. Bei diesem Vorgang überschwemmen die parthenogenetisch entstandenen Merozoite erneut die periphere

Blutbahn, befallen die Erythrocyten und entwickeln sich nun zu Schizonten, die je nach ihrer spezifischen Entwicklungsdauer innerhalb zweier bis dreier Tage erneut durch Zerfall ihre Tochterzellen in die Blutbahn eintreten lassen, worauf es zu weiterer Autoinfektion kommt. Dieser agame Vermehrungsprozeß dauert nun eine Anzahl von Generationen hindurch weiter. Seine Zunahme ruft im Körper bei Erreichung einer gewissen, für den einzelnen befallenen Organismus verschiedenen Anzahl von Schizonten nach bestimmter Frist Schüttelfrost mit nachfolgender Temperaturerhöhung als Ausdruck der Körperreaktion hervor.

Kommen durch den diesen Prozeß auslösenden Reiz die Sphären in größerer Zahl zur parthenogenetischen Entwicklung, so treten die äußeren Erscheinungen des Malariaanfalls naturgemäß auch rascher auf. Ist der die Parthenogenese auslösende Reiz schwächer, vermag er also nur eine geringe Anzahl von Parasitendauerformen aus dem Latenzstadium zu erwecken, so erfolgt die Körperreaktion viel langsamer. Hieraus folgert, daß die Intensität des Reizes direkt proportional der Anzahl der auslösbaren Gameten, mithin der Schnelligkeit der Rezidivbildung sein muß.

Auf diese Weise erklärt sich denn auch die auffallende Schnelligkeit, hervorgerufen durch innere Faktoren. Die nur wenige Tage nach stattgehabter Reizwirkung erfolgten Rückfälle sind eben ein Ausdruck dafür, daß eine relativ große Anzahl von Gameten diesen Reizwirkungen erlagen und zur Parthenogenese schritten. Bei langsam verlaufenden Reaktionen sind entsprechend geringere Mengen von Dauerformen angegriffen worden oder angreifbar gewesen. Die Zahl der Gameten wird ja wohl nach einer Reihe von Rezidiven allmählich so zurückgegangen sein, vorausgesetzt, daß bei jedem Rückfall die therapeutischen Mittel in vollkommenster Weise zur Anwendung und Wirkung gelangten und die Parasitenformen keine allzugroße durch Züchtung erworbene Resistenzfähigkeit besitzen.

Unerklärbar bleibt aber immer noch die, man könnte sagen, fast augenblicklich antwortende Rezidivauslösung auf stärkste Reize, wie sie Silatschak und Falta nach vermehrter Muskelarbeit, Gonder und Rodenwald bei Affen nach kalter Dusche auf die Milzgegend oder Einspritzung von Pferdeserum und ich bei einem längere Zeit anfallsfreien, keinen positiven Blutbefund mehr zeigenden Soldaten, der unerwartet eine schlechte Nachricht erhielt, beobachten konnten. Zur Erklärung müssen wir annehmen, daß eben infolge der starken wechselvollen physischen und psychischen Beeinflussung die Gameten in derartig großen Massen aus ihren Ruhelagern sofort in Teilungsformen parthenogenetisch zerfallend, die periphere Blutbahn überfluteten, so daß die Körperreaktion unmittelbar in Erscheinung trat.

Die Beantwortung der Frage nach den Ursachen der durch äußere — klimatische — Faktoren veranlaßten Malariarezidive fordert eine andere Überlegung.

Für alle die physikalischen Vorgänge, die sich im Luftmeere abspielen, stellt die Sonne die letzte Ursache dar. Luftdruck, Temperatur, Bewölkung, Luftfeuchtigkeit u. s. w. sind direkte Funktionen des Sonnenlichtes. Ihre Größen geben umgekehrt Aufschluß über die Intensität der Sonnenwirkung.

Die Veränderungen des Luftdrucks im Monatsmittel sind für unsere Gegend von so geringer Größe, daß ein Vergleich mit dem Auftreten von Rezidiven sich erübrigte; ebenso lassen andere metereologischen Faktoren, wie Niederschläge, Winde, eine Korrelation wegen ihrer wenig einheitlichen, in Mittelwerte schwer zusammenfaßbarer Vergleichszahlen kaum zu. Regelmäßige vergleichbare Verhältnisse geben uns erst der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft, die Bewölkungsgrade, die Sonnenscheindauer und vor allem die Temperatur.

Die Schwankungen des Wassergehaltes der Luft sind bei ihrer zeitlichen Verteilung ja bedingt von anderen meteorologischen Komponenten, in erster Linie von der Lufttemperatur, sodann durch Winde und den Luftdruck, während bei der örtlichen Verteilung außer diesen Faktoren noch die gegebene Möglichkeit der Wasserverdunstung in Frage kommt (Findel). Ihre Größe ist also eine direkte Abhängige dieser Faktoren, die wiederum Funktionen des Sonnenlichtes darstellen. Die Bewölkung vermindert in ausgedehntem Maße die Wärmezufuhr. Nimmt sie hohe Werte an, verhindert sie also das Durchdringen des Sonnenlichtes, so vermag das Licht nicht in genügender Weise zu wirken. Berücksichtigen wir nun noch die Tatsache, daß eine Wolkenschicht nur die dunklen Wärmestrahlen stärker absorbiert (nach Findel 60%), während die kurzwelligen chemisch wirksamen, „leuchtenden" Strahlen in viel größerem Maße durchzudringen vermögen (81—88%), so können wir uns auch aus den festgestellten Beziehungen einen Schluß auf die Wirkungsweise des Sonnenlichtes gestatten. Danach scheinen die chemisch wirkenden Strahlen am hervorragendsten das auslösende Agens darzustellen. — In meinen Angaben (Tabelle V) habe ich das Mittel der Bewölkungsgrade aus den täglichen Beobachtungszeiten von 7 Uhr vormittags, 2 Uhr nachmittags und 9 Uhr abends berechnet, mithin auch die Bewölkung für eine Zeit, da die Wirkung des direkten Sonnenlichtes für unsere geographische Breite ausgeschaltet ist, mit eingeschlossen. Die Bewölkung vermindert ja nicht nur die Wärmezufuhr von der Energiequelle des Weltalls, sie verhindert auch nach Sonnenuntergang durch Adsorption der Wärmestrahlen die Ausstrahlung der Erde in den Weltraum und wirkt auf diese Weise umgekehrt wärmeerhaltend in der Nacht.

Den Einfluß der Sonnenscheindauer hat Lenz in überzeugender Weise angeführt. Mir standen meteorologische Beobachtungen oder astronomische Berechnungen nicht zur Verfügung, indessen glaube ich nach meinen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß Vergleiche den Lenz'schen Ergebnissen gegenüber nicht nachgestanden hätten.

Wenden wir uns schließlich dem Einfluß der Temperatur auf die Entstehung der Malariarezidive zu. Die Abhängigkeit ist äußerst stark hervortretend.

Nur eine Erscheinung dürfte hier noch eine besondere Erklärung erheischen: Die Rezidivkurve erreicht bereits vor dem größten Temperaturwerte ihren Gipfelpunkt, eine Beobachtung, die, wie bereits dargestellt, u. a. auch von Lenz geteilt wird. Worauf mag diese Erscheinung zurückzuführen sein? Lenz gibt hierauf zur Antwort: „Die Temperaturen des Mai (bei denen er seine größte Rezidivzahl beobachten konnte) genügten bereits, um bei den Plasmodienträgern (wohl Gametenträgern!) das Rezidiv auszulösen. Später waren dann nicht mehr viel latente Kranke vorhanden, die ein Rezidiv bekommen konnten. Es handelt sich also um eine Erscheinung der Auslese. Die Auslösung der Rezidive durch hohe Außentemperaturen ist der Ausdruck einer — selektionistisch zu verstehenden — Anpassung der Malariaplasmodien an die Flugzeit der Anopheles. Die Malariaplasmodien haben gar kein Lebensinteresse an der Schädigung ihrer Wirte, im Gegenteil, mit jenen würden auch sie selbst zugrunde gehen. Rezidive in kalter Jahreszeit würden daher für die Erhaltung der Plasmodienstämme ganz zwecklos sein, weil eine Weiterverbreitung in jener Zeit doch nicht eintreten würde, da eben die Anopheles dann nicht fliegen. So mußten also die Plasmodien durch die Allmacht der Naturzüchtung so gestaltet werden, daß sie bei hoher Außentemperatur Rezidive machen . . . Jene Plasmodienstämme hatten die größte Aussicht dauernd erhalten zu bleiben, welche während der kalten Zeit ihre Wirte von Krankheitserscheinungen freiließen und welche erst während der Flugzeit der Anopheles von neuem das Blut überschwemmten."

Die Häufigkeit der Rezidive in den Monaten Mai und Juni, im Vergleich zu ihrer Abnahme in den Sommermonaten scheint die Berechtigung dieser Annahme einer Selektion im Sinne von Lenz zu gewährleisten, welcher Ansicht ich auch noch durch eine andere Erscheinung bestärkt wurde. Allerdings müssen wir immer berücksichtigen, daß meinen Studien nur die Beobachtungen zweier aufeinander folgenden Jahre zugrunde liegen.

Es ist in der letzten Zeit eine auffallende Tatsache, daß bei den längere Zeit in hiesiger Lazarettbehandlung befindlichen Kranken, die an schwersten Tropicafieberanfällen (mit Siegelringformen und

Halbmonden im Blute) litten, die Erscheinungen der Tropica seltener werden und die typischen Erregerstadien ganz vermissen lassen, um bei einem späteren Rezidiv im Blutbilde die gewöhnlichen Formen der Tertiana zu zeigen. An der Fieberkurve lassen sich derartige Umschläge in einen anderen Malariatypus zwar nicht erkennen, da die Anfälle gewöhnlich nur einmal, äußerst selten nur zweimal in größeren Zwischenräumen repetieren. Nur die mikroskopische Untersuchung zwingt zu dieser Annahme. Auch bei Mannschaften, die sich längere Zeit in Deutschland oder an der Westfront, also kälteren Klimaten aufhielten, auf dem Balkan aber an schwerster Perniziosa litten, wird nicht selten ein Rezidiv mit allen typischen Erscheinungen der Malaria tertiana beobachtet. Eisner hat ähnliche Veränderungen feststellen können. Er sah häufig im Frühlingsbeginn eine Tertiana auftreten bei Patienten, die im Herbst eine Tropica hatten. Es scheint also, daß die Malaria tropica sich im Laufe der Zeit in die benigne Malaria tertiana sozusagen „umgewandelt" hat — vorausgesetzt, daß die zur Untersuchung gekommenen Fälle nicht etwa Mischinfektionen beider Arten, sondern ursprünglich nur reine Perniziosainfektionen gewesen sind. Dies ließ sich im allgemeinen aber in unseren Fällen nur schwer feststellen. Mischinfektionen wurden im einzelnen beobachtet, wie diese im speziellen verliefen, vermag ich heute nicht anzugeben, da mir leider Aufzeichnungen darüber fehlen und die betreffenden Patienten mittlerweile zur Entlassung gekommen sind. Immerhin ist das Zurückgehen der Tropica bei unseren Kranken auffallend. Die typischen Halbmonde verschwinden in kürzester Zeit, während Tertianagameten sich als sehr viel resistenter erweisen.

Eine „Umbildung" der schweren perniziösen Form in die in der Regel gutartig verlaufende Tertiana, bei Ablehnung einer ursprünglichen Mischinfektion ist von M. P. Armand-Delille (Remarques sur les aspects parasitologiques du paludisme contractées en Macédonine C. R. t 165 Nr. 5) und anderen französischen Militärärzten bei den französischen Truppen in Mazedonien ebenfalls beobachtet worden. Wurtz, welcher in Frankreich speziell mit der Behandlung der Malariakranken aus Mazedonien betraut ist, konnte das gleiche feststellen: Das *Plasmodium vivax* hatte das *Plasmodium immaculatum* (= *falciparum*) völlig verdrängt. Eine Form, die noch im Sommer 1916 häufig beobachtet wurde, war im folgenden Jahre gänzlich verschwunden. Nur der Erreger der prognostisch günstigen Malaria tertiana konnte gefunden werden. Wurtz erscheint es also, als wenn beide Erreger auseinander hervorgingen. Ob diese Erscheinung die Ansicht Laveran's bestätigen kann, daß man in den beiden Typen (*Pl. vivax* und *Pl. immaculatum*) es nur mit zwei verschiedenen Varietäten derselben Spezies zu tun

habe, will ich nicht behaupten. Die Tatsache gibt aber genug zu denken und regt zu weiteren, vor allem experimentellen Forschungen an. Die Variabilität der Plasmodien scheint ja auch durch die ebenfalls in der Pariser Akademie der Wissenschaften zur Erörterung gebrachten Tatsache bestätigt worden zu sein, wonach im Institut Pasteur die Übertragung des Erregers der menschlichen Malaria auf den mit spezifischen Hämatozoen (*Pl. Kochii*) ausgestatteten Anthropoiden, den Schimpansen, gelungen sei (Sur la sensibilité du chimpansé au paludisme humain. C. R. t. 166 Nr. 1). Galt es doch seither als feststehende Tatsache, daß jede Affengattung ihren eigenen Malariaerreger besäße, der nach Ferni, Lumbao und Gonder niemals auf andere Affengattungen übertragbar sei.

Genug, die — experimentell zu lösende — Frage der „Umwandlung" des *Pl. immaculatum* in das *Pl. vivax* könnte nur durch eine rein selektionistische Annahme erhärtet werden. Da eine Infektion nur bei einer hohen Temperatur (ungefähr um 25° C.) möglich ist, so ist seine Weiterentwicklung in dem auf niedere Temperatur gebrachten Organismus nicht möglich. Der Kampf ums Dasein zwingt den Erreger zu einer Umwandlung seiner Eigenschaften in die bei niederen Temperaturen (15—18° C.) leicht vegetierfähigen Plasmodienzustände.

Ich habe diese theoretische Auseinandersetzung nur aus dem Grunde eingefügt, weil so ausgezeichnete Malariaforscher wie Ziemann und Mühlens einer Anpassungsmöglichkeit der Plasmodien recht wenig zugänglich zu sein scheinen.

Die Tatsache des Rückgangs der malignen Art des Wechselfiebers in unseren Klimaten gestattet uns die Erwartung einer günstigen Prognose für die Malaria in unserer Gegend. Tropica-Infektionen dürften hier als ausgeschlossen zu erachten sein.

Um so mehr ist aber der Kampf gegen die in unseren Klimaten ihre biologischen Entwicklungsbedingungen überall findende Malaria tertiana geboten. Und ich glaube, daß meine Erörterungen die Wirkungen der inneren und äußeren Faktoren uns ein wichtiges Hilfsmittel in diesem Kampfe anzeigen.

Neben der unausgesetzten Blutkontrolle soll auch das Experiment zur Anwendung kommen. Längere Zeit befund- und fieberfreie Kranke dürften nicht eher aus der Lazarettbehandlung entlassen und der menschlichen Gesellschaft zugeführt werden, bis eine künstlich bewirkte Rezidivsetzung sich als negativ erwiesen hat. Zu diesem Zwecke sind ja ähnlich der v. Pirquet'schen Tuberkulinreaktion schon Versuche gemacht worden (Bauer, Thaller v. Draga).

Ließe es sich nicht ermöglichen, die als klinisch geheilt geltenden Malariarekonvaleszenten etwa durch Vornahme der aus militär-

hygienischen Gründen ohnedies nötigen Typhusschutzimpfung im Frühling in warmer, trockner, lichtwirkender Zeit einer Kontrolle zu unterziehen, oder, was vielleicht noch zu besseren Ergebnissen führen würde, die Rekonvaleszenten einer ausgiebigen Sonnen- bezw. Höhensonnen- oder Röntgenbestrahlung der Milz, der Leber, der Extremitätenknochen — Knochenmark! — (über die Reizung des Knochenmarks durch Röntgenbestrahlung geben Anhaltspunkte die Arbeiten von Kurt Ziegler und G. B. Gruber) zu unterwerfen? Die bei einem Rezidiv übergetretenen Plasmodienformen sind ja auch mittels der bekannten therapeutischen Mittel wirksamer zu bekämpfen als die resistenzfähigen Dauerformen. Das sind allerdings Fragen, die der Biologe nur aufwerfen kann, deren Bedeutung und Wichtigkeit aber vielleicht von dem einen oder anderen Kliniker anerkannt und einer Prüfung unterzogen werden mag.

Die Gefahr der Weiterverbreitung der Malaria in unserem Vaterlande ist groß. Anophelinen sind fast überall vertreten. Wo sie bis heute noch nicht gefunden werden, bedarf es nur einer eingehenden Nachforschung; ihre biologischen Entwicklungsbedingungen sind fast überall gegeben. Ihre Vernichtung ist auf die verschiedenste Weise angestrebt, sie hat schon viel Günstiges gezeitigt, keine Methode vermag sie jedoch endgültig auszuschalten. Lassen wir uns aber trotzdem in diesem Bestreben nicht beirren! Die gemeinschaftliche Bekämpfung von Erreger und Überträger der Malaria wird zu einer Verminderung, und hoffentlich einer Beseitigung dieser schweren Gefahr für unser Vaterland führen.

Literaturverzeichnis.

Bauer, G. Über Mobilisierung von Malariaparasiten im Blute. W. Kl. W. Nr. 1, 1917.

Berichte der Sitzung der vereinigten ärztlichen Gesellschaften zu Berlin
vom 21. 2. 17 Ref. M. m. W. Nr. 10, 1917,
„ 7. 3. 17 „ M. m. W. Nr. 12, 1917,
„ 24. 10. 17 „ M. m. W. Nr. 46, 1917.

— der Sitzung des Vereins für innere Medizin und Kinderheilkunde zu Berlin. Ref. M. m. W. Nr. 49, 1917.

— über die Sitzungen der Akademie der Wissenschaften in Paris. Die Malaria in Mazedonien. Ref. M. m. W. Nr. 40, 1917 und Übertragung der menschlichen Malaria auf den Schimpansen. Ref. M. m. W. Nr. 43, 1917.

Doflein. Protozoenkunde. Jena 1909.

Erlaß des Preußischen Ministeriums des Innern vom 16. 1. 17 Ref. M. m. W. Nr. 4, 1917.

Findel, H. Wärmeökonomie. Lehrbuch der Militärhygiene, Bd. I, Berlin 1910.

Gruber, G. B. und Schaedel, A. Praktische und theoretische Gesichtspunkte zur Beurteilung der Bazillen-Ruhr. M. m. W. 1918.

Gruber, G. B. Über die Beziehungen von Milz und Knochenmark zueinander, ein Beitrag zur Behandlung der Milz bei Leukämie. Arch. f. exp. Pathologie und Pharmakologie, 1908, Bd. 58.

v. Heinrich. Mischinfektionen und Latenzerscheinungen der Malaria. W. kl. W. Nr. 42, 1917.

Jahresberichte des Physikalischen Vereins zu Frankfurt a. M. für die Rechnungsjahre 1907—1916. Frankfurt a. M. 1909—1917.

Jastrowitz, H. Zur Biologie des Tertianafiebers. D. m. W. Nr. 43, 1917.

Kirschbaum. Zur Epidemiologie der Malaria. M. m. W. Nr. 43, 1917, Feldärztliche Beilage.

Kißkalt, K. Über Malariarezidive. D. m. W. Nr. 1, 1918.

Kolle, W. und Hetsch, H. Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten. 3. Aufl., Berlin und Wien 1911.

Külz, L. Kriegsmalaria. M. m. W. Nr. 4, 1917.

Lenz, F. Malaria in malariafreier Gegend. M. m. W. Nr. 12, 1917.

— Erwiderungen auf die Bemerkungen von Prof. Mühlens. M. m. W. Nr. 25, 1917.

Linke, F. Berichte des meteorologisch-geophysikalischen Instituts zu Frankfurt a. M. und seines Taunusobservatoriums. Nr. 2, 1914/15, Braunschweig 1916.

Mühlens. Beobachtungen über Malaria in malariafreier Gegend. Bemerkungen zu Lenz, d. M. m. W. Nr. 12, M. m. W. Nr. 25, 1917.

Olpp. Über Moskiten im Tübinger Bezirk. Ref. M. m. W., 1917.

— Richtlinien zur Malariabehandlung und Malariavorbeugung.

Schilling, C. Malaria und Selbstbeobachtung. D. m. W. Nr. 45, 1917.

Silatschek, K. und Falta, K. Über Neosalvarsan und intravenöse Chininbehandlung der chronischen Malaria. M. m. W. Nr. 3, 1917.

Thaller, L. v. Draga. Die experimentelle Aktivierung latenter Malaria. W. kl. W. Nr. 4, 1917.

Werber, H. Die Malaria im Osten und ihre Beeinflussung durch die Besonderheiten des Krieges nebst Bemerkungen über die Anophelenbiologie und Malariatherapie. M. m. W. Nr. 42, 1917.

Ziegler, I. und König, W. Das Klima von Frankfurt a. M. Frankfurt 1898 (mit Nachtrag 1901).

Ziegler, K. Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Histogenese der myeloiden Leukämie. Jena 1906.

Ziemann. Die Malaria. Fünfter Band des Handbuches der Tropenkrankheiten. Herausgegeben von C. Mense, 2. Aufl., Leipzig 1917.

Formicoxenus nitidulus Nyl.

I. Beitrag.

Von **Robert Stumper**, cand. ing. chem., Luxemburg (z. Zt. Genf).

Literatur.

1. G. Adlerz. Myrmecol. Studier I. Kongl. Vetenskap. Akad. Förhandlingen. Stockholm 1884.
2. A. Forel. Les Fourmis de la Suisse 1872, p. 352 ff.
3. id. Etudes myrmécologiques en 1886. Bull. soc. Vaud. d. Sciences nat. p. 131 ff.
4. Charles Janet. Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis, 1897, p. 54—56.
5. E. Wasmann. Gesammelte Beiträge in „Gesellschaftsleben der Ameisen", 1915: (1891—1915).
6. W. M. Wheeler. Ants 1910 (Chapter XIII: Compound Nests).

Weitere Literaturangaben im Text.

Die Lebensweise von *Formicoxenus nitidulus* ist größtenteils noch in tiefstes Dunkel gehüllt. Diese Ameise verbirgt ihre Gewohnheiten eifersüchtig im Innern der großen Haufen von *Formica rufa* L. und *Formica pratensis* de Geer. Dazu kommt ihre sporadische Verbreitung, so daß man versteht, daß selbst Forscher wie Forel, Adlerz u. a. m. nur Streiflichter in dieses Dunkel zu werfen vermochten. So schreibt denn auch Forel im Jahre 1915 von dieser Ameise: „Sitten noch wenig bekannt[1])." Über sie wissen wir bis jetzt sehr wenig: einige Tatsachen über das Vorkommen und über die Beziehungen zur Wirtsart. Über die Nahrung dieser interessanten Gastameise sowie über die intimere Natur des Gastverhältnisses sind wir jedoch vollkommen im Unklaren. Daher dürften einige Beobachtungen und Versuche, die ich über diese Ameise zu machen das Glück hatte und die neues Tatsachenmaterial bringen, sowie altes ergänzen resp. bestätigen, nicht ohne Interesse sein. Über den springenden Punkt: das Zusammenleben so verschiedener Arten konnte ich leider nur unvollständige Untersuchungen anstellen, so daß ich bis auf weiteres von diesem wichtigen Kapitel Abstand nehmen und mich auf anderes Material wie Nestbau, Nahrung u. s. w. beschränken muß. Diese Zeilen bilden also eigentlich ein Prodrom, dem weitere Arbeiten folgen sollen.

I. Kurzes Lebensbild.

An Stelle einer langatmigen historischen Einleitung will ich die bisher bekannten Tatsachen summarisch darstellen und verweise auf die oben angegebene Literatur.

Die „glänzende Gastameise" war früher irrtümlicherweise unter dem Namen *Stenamma Westwoodi* Westw. in der myrmekologischen Literatur bekannt. *Stenamma* ist nur ein zufälliger Einmieter bei fremden Ameisenarten. André und Adlerz klärten die Verhältnisse und begründeten den Namen *Formicoxenus nitidulus* für die kleine Myrmicide, die gesetzmäßig bei *Formica rufa* und *pratensis* lebt[2]). Das Verbreitungsgebiet dieser Gastameise erstreckt sich über Nord- und Mitteleuropa, so wurde sie gefunden in Schweden (Lit. I.), in Holland, Luxemburg, Rheinprovinz, Tirol (Lit. V), in der Schweiz (Lit. II und III), in Frankreich (Lit. IV) und a. a. O. Jedoch ist die Verbreitung keine einheitliche, sondern vielmehr eine lückenhafte, diskontinuierliche. Ein besonderes morphologisches Merkmal dieser Gattung ist das ergatoide Männchen (siehe weiter unten!).

1) A. Forel. Die Ameisen der Schweiz. Bestimmungsschlüssel. Beil. d. Mitt. d. Schweizer Ent. Gesellsch. 1915, p. 18.

2) Wasmann fand sie einmal bei *F. truncicola* (in Luxemburg). Lit. V, p. 257.

Die Haufen der großen Wald- resp. Wiesenameisen bieten den kleinen Inquilinen schätzenswerte Vorteile wie Schutz, Unterschlupf, Wärme u.s.w., so daß wir uns das Vorkommen daselbst leicht final erklären können. Die natürliche, primäre Ursache dieses Kommensalismus ist einstweilen noch in hypothetisches Dunkel gehüllt. Die Beziehungen zur Wirtsameise sind völlig indifferente; *Formicoxenus* wird einfach von dieser ignoriert. Ausnahmsweise kommt es wohl zu minder friedlichen Zusammenstößen, die jedoch sofort beendigt sind, da die Gastameise bei der geringsten Berührung mit Fremdlingen zu dem bekannten Verteidigungsmittel „Sichtotstellen" greift. Hauptcharakterzüge von *Formicoxenus* sind Schnelligkeit und Behendigkeit. Rastlos, die Antennen in steter zitternder Bewegung, durcheilen sie — Männchen, Arbeiter wie Weibchen — die Gänge der Wirtswohnung. Ihre Nester bauen sie in die Säulen und Wandungen des Wirtshaufens; es sind kleine, napfförmige, aus feinem Material gebaute Höhlungen, die Wasmann mit Vogelnestern in Miniatur vergleicht. Dieser Forscher fand einmal eine kleine Kolonie in dem leeren Larvengehäuse von *Cetonia floricola*. Adlerz traf Nestkammern von *Formicoxenus* in den Spalten eines morschen Eichenstammes an, der einem *rufa*-Bau als Unterlage diente. Bei Nestwechsel begleitet die Gastameise — gleich andern Synoeken wie *Stenus*-, *Thiasophila*-Arten — ihren Wirt zur neuen Wohnung. Zur Paarungszeit sieht man häufig Kopulationsversuche der ergatoiden Männchen, die sich dabei krampfhaft an das Weibchen anklammern. Sie umfassen das Stielchen der Trägerin mit ihren Mandibeln und lassen sich so, halb reitend, ins Schlepptau nehmen (Lit. I, V, VI).

Was die natürliche Nahrung der Gastameisen ist, war bis jetzt unbekannt. Jedenfalls lassen sie sich nicht — wie *Leptothorax Emersoni* Wheel. von *Myrmica brevinodis* — von den Wirtsameisen füttern. Forel gab ihnen zerquetschte Larven, die sie kaum anrührten, während sie verdünntes Zuckerwasser, das Wasmann ihnen reichte, gleich andern Ameisen, aufleckten.

Die Lebensbeziehungen dieses interessanten Xenobionten stehen ziemlich isoliert im Ameisenreiche da. Wir kennen einige analoge Fälle, die jedoch größtenteils noch unerforscht sind. Die Literatur[3]) berichtet über folgende myrmekophile Ameisen:

Formicoxenus nitidulus Nyl. bei *Formica rufa* u. *pratensis* Europa,
Formicoxenus corsicus Em. „ ?? Corsica,
Formicoxenus Ravouxi And. „ *Leptothorax unifasciatus* Frankreich,

3) Lit. V, S. 339ff. und Lit. VI, S. 430ff. Siehe auch Escherich, Die Ameise II. Aufl.

(?)*Phacota Sicheli* Rog. bei ?? Spanien,
(?)*Phacota Nonacheri* Em. „ *Monomorium subnitidum* Algerien,
Sifolina Lamae Em. „ ?? Italien,
Myrmica myrmoxena For. „ *Myrmica levinodis* Schweiz,
Symmyrmica Chamberlini Wheel. bei *Myrmica mutica* N.-Amerika,
Leptothorax Emersoni Wheel. bei *Myrmica brevinodis* v. *canadensis* N.-Amerika,
Leptothorax glacialis Wheel. bei *Myrmica brevinodis* v. *alpina* N.-Amerika.

Symmyrmica chamberlini nähert sich morphologisch und biologisch der „glänzenden Gastameise". *Leptothorax Emersoni* und *glacialis* bilden Übergangsformen zu den echten Gästen (Symphilen). Über die Lebensweise der anderen angeführten Arten sind wir noch im Unklaren, ein hübsches Feld für weitere Forschungen!

Es stellt sich hier die Frage: welches sind die Unterscheidungsmerkmale der myrmekophilen Ameisen von den parasitischen und dulotischen?

Diese drei Kategorien reihen sich in die soziale Symbiose (oder Myrmekophilie im weiteren Sinne) Wasmann's ein, sie bieten jedoch eine Reihe von Übergangsformen, so daß eine scharfe Trennung sehr schwierig ist. Die Natur läßt sich eben einmal nicht schablonenartig zergliedern. Die parasitischen und dulotischen Ameisen sind nach Wasmann, Emery und Wheeler alle jene, die entweder temporär oder permanent in gemischten Kolonien leben, wobei nur die dulotischen ihre Hilfsameisen durch Puppenraub gewinnen. Zur besseren Unterscheidung zwischen diesen Ameisen und den myrmekophilen Arten müssen wir etwas weiter zurückgreifen. Forel (Lit. II) gruppierte die Symbiose zwischen Ameisen in zusammengesetzte Nester und gemischte Kolonien, wobei in dem ersten Falle die fremden Arten nur benachbart sind und in dem andern die Komponenten sich zu gemeinsamer Kolonie mischen. So fallen die myrmekophilen Ameisen in die erste Gruppe. Da neuerdings Wheeler gezeigt hat, daß zwischen beiden Kategorien Übergänge vorkommen und zwar *Leptothorax Emersoni* und *L. glacialis*, so verliert diese Einteilung ihren Wert und man ist geneigt nach andern Unterscheidungsmerkmalen zu fahnden. Wasmann[4]) nimmt hierzu zu der Art der Koloniegründung Zuflucht. Weibchen mit abhängiger Koloniegründung sind als parasitisch und dulotisch zu bezeichnen, je nach den biologischen Besonderheiten während der Koloniegründung; sind die

4) Wasmann, Nr. 170, S. 685ff.

Ameisen, die mit andern Ameisen in Symbiose leben, in bezug auf ihre Koloniegründung unabhängig, so haben wir es mit myrmekophilen Arten zu tun. Ob sich nun aus dem zusammengesetzten Nest eine gemischte Kolonie bilden kann, hängt von dem Grad der Verwandtschaft der beiden Komponenten ab, da bei solcher eine nähere soziale Symbiose, eventuell sogar Erziehung der Brut der einen Ameise durch die Arbeiterinnen der anderen Art erfolgen kann. Diesem Verhältnis nähert sich die oben genannte *Leptothorax*-Art. So verstehen wir, daß möglicherweise aus einem Gastverhältnis sich allmählich permanenter sozialer Parasitismus gebildet haben kann, wie dies Wasmann an der *Leptothorax*-Gruppe näher ausgeführt hat. *Formicoxenus nitidulus* ist also ein typischer Myrmekophile und zwar speziell eine Synoeke (indifferent geduldeter Einmieter).

II. Zur Morphologie der Gastameise.

Der typische Formiciden-Trimorphismus — in diesem Falle ist nicht der intrasexuale Polymorphismus (der Ameisen-Weibchen), sondern der intraspezifische Polymorphismus im weiteren Sinne gemeint — ist bei *Formicoxenus nitidulus* gestört und zwar durch das extrem ergatoide Männchen[5]) einerseits und durch die ergatogynen Übergangsformen andererseits. Wasmann kommt auf Grund seines Sammlungsmaterials zu folgenden Resultaten (L. V, p. 257): „... Die ergatoiden Männchen haben zwar gewöhnlich Ocellen, aber manchmal sind dieselben teilweise oder ganz rudimentär. Bei Linz a. Rh. fand ich im September 1893 unter den *Formicoxenus*-Männchen eines und desselben *rufa*-Haufens Exemplare mit gutentwickelten, mit rudimentären und mit ganz fehlenden Ocellen. Ferner gibt es zwischen den Weibchen und den Arbeiterinnen alle möglichen Übergänge. Neben den normalen, größeren, meist dunkler gefärbten geflügelten Weibchen (Macrogynen) finden sich in allmählichen Zwischenstufen kleinere, heller gefärbte geflügelte Weibchen (Microgynen); beide mit Ocellen. Die Microgynen, die kaum größer als die Arbeiterinnen sind, leiten zu letzteren über durch Individuen mit rudimentären Flügelansätzen (Übergänge zur Brustbildung der Arbeiterinnen) und Stirnocellen. An letztere schließen sich wiederum solche an, die vollkommen die Brustbildung der Arbeiterin haben, aber 3,2 oder 1 (häufig unsymmetrisch gestellte) Ocellen. Die normalen Arbeiterinnen endlich haben keine Ocellen.“ Ich fand diese Befunde an meinem

5) Das *Formicoxenus*-Männchen unterscheidet sich hauptsächlich vom Arbeiter durch seine 12gliederigen, leierförmig gekrümmten Antennen (Weibchen 11 Glieder) und durch ungezähnte Mandibeln.

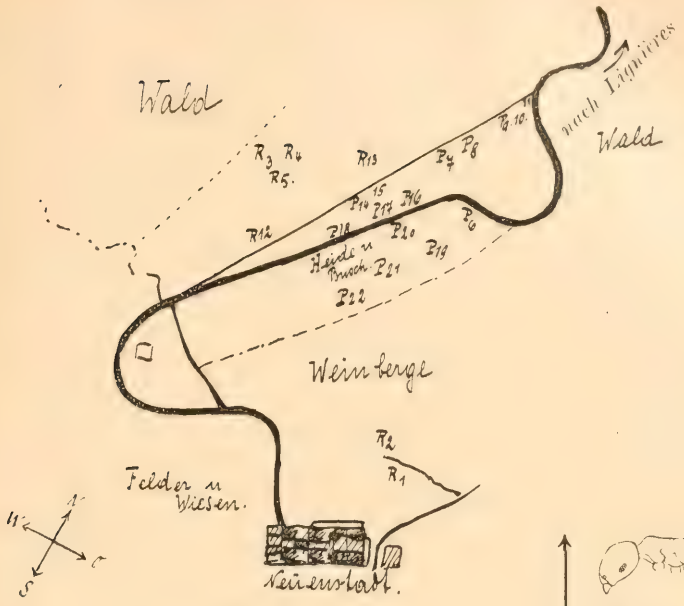


Fig. 11.

♂ ♀

Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1 u. 2. Fig. 1 ♂, Fig. 2 ♀ von *Formicoxenus nitidulus*. Vergr. 8 : 1. (Photogramm Wasmann.)

Fig. 3—10. Übergangsserie von ♀ zum ♀.

Fig. 11. Statistische Karte des *Formicoxenus*-Gebietes von Neuenstadt. P_x = *Pratensis*-Haufen. R_y = *Rufa*-Haufen.

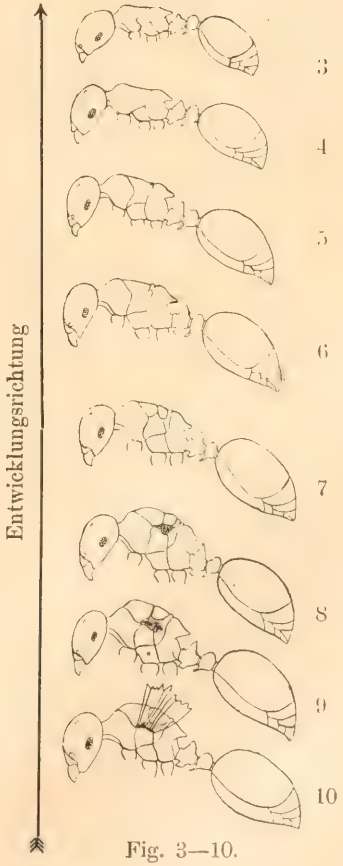


Fig. 3—10.

Neuenstädter Material bestätigt und gebe anbei diese Tatsachen zeichnerisch wieder.

Das Photogramm (Fig. 1 und 2), das ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Wasmann verdanke und wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche, veranschaulicht klar den Ergatomorphismus des Männchens. Fig. 1 = *Formicoxenus*-Männchen und Fig. 2 = der Arbeiter.

Fig. 3—10 stellen die polymorphen weiblichen Formen dar. Vom kleinen Arbeiter ohne Ocellen kann ich an meinem Neuenstädter Material an die 10 Zwischenstufen bis zum geflügelten normalen Weibchen unterscheiden. Als besonderes Merkmal habe ich die geringe Anzahl der kleinen Arbeiter gefunden, sodann die große Zahl der Ergatogynen-Mischformen; diese leiten, in bezug auf die Thoraxform und die -Färbung, in unmerklichen Stufen zur Macrogyne über.

Fig. 3 ist der kleine, ocellenlose Arbeiter, Fig. 4, der große Arbeiter mit Stirnaugen. Fig. 5—7 sind die ergatogynen Mischformen; die allmähliche Einschiebung des Scutellum und des Metanotum ist besonders hübsch zu ersehen. Fig. 8 ist die schmalrückige, mit rudimentären Flügelansätzen versehene Microgyne. Fig. 9 das normale entflügelte Weibchen und Fig. 10 die geflügelte Macrogyne. Diese atypischen Formen bilden ein ausgezeichnetes Prüffeld für unsere naturphilosophischen Spekulationen, die im Kapitel: Zur Phylogenese der Gastameise näher ausgeführt werden.

III. Forschungsmethode.

Formicoxenus nitidulus ist ein häufiger Gast der zahlreichen *rufa*- und *pratensis*-Kolonien, die die Südostausläufer des Berner Jura bevölkern. Ein $3^1/_2$monatlicher Aufenthalt in Neuenstadt (Bieler See) gestattete mir einen tieferen Einblick in die biologischen Geheimnisse dieser interessanten Gastameise. Eine hübsche Reihe von Beobachtungen veranlaßte mich das *Formicoxenus*-Gebiet von Neuenstadt genauer zu untersuchen. Ich griff hierzu zu Wasmann's Methode der *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie, nämlich der kartographischen Fixierung. Beifolgende statistische Karte (Fig. 11), in welcher die betreffenden Kolonien in chronologischer Reihenfolge eingetragen wurden, erläutern die folgenden Zeilen. Was die nähere Beobachtungsmethode anbetrifft, so bevorzugte ich natürliche Funde und griff nur notgedrungen zum Experiment, wobei ich Lubbock-Nester, Gipsarena und einfache Holz- resp. Blechschachteln verwendete.

IV. Beobachtungen und Versuche aus dem Neuenstädter *Formicoxenus*-Bezirk.

Insgesamt wurden 22 Ameisenhaufen untersucht; und zwar erwiesen sich **19** als *Formicoxenus*-haltig und 3 als Gastameisen-frei (7, 14, 17) Es waren **15** *Pratensis*-Haufen und **7** *rufa*-Bauten; weitere nördlich und östlich gelegene Nester wurden nicht untersucht. Das Gebiet liegt auf stark unterschiedsreichem Abhange; felsiges Geröll wechselt mit Wald und bebautem Ackerland, das wiederum an brach liegendes, mit Gestrüpp bewachsenes Wiesenland stößt; also eine Ideallandschaft für Ameisen und Ameisenliebhaber.

Kolonie 1 und 2: Am 17. Juli hart am Rande einer steilen Geröllhalde entdeckt. Kol. 1 ist ein großer *rufa*-Bau, mitten in *Prunus spinosa*-Gestrüpp gebaut und sehr schwer zugänglich, weshalb nicht näher untersucht. Kol. 2 dagegen, etwa 5 m von ersterer entfernt, ist eine junge Zweigkolonie von Kol. 1. Ich fand darin ein entflügeltes *Formicoxenus*-Weibchen, das vermutlich mit nach dort ausgewandert ist.

Kolonie 3. 4 und 5: *Rufa*-Haufen im Dickicht des Pilouvi-Waldes. Enthielten sehr wenig Gastameisen, meist Weibchen. Diese Beobachtungen hängen mit der Koloniegründung zusammen, die auf zwei Weisen erfolgen kann. Befruchtete ungeflügelte Weibchen können auf dem Luftwege zu anderen Wirtsnestern kommen und dort die Fortpflanzung besorgen. Andere geflügelte Weibchen können per pedes zu neuen Haufen gelangen und so die Verbreitung der Art vollziehen. Zieht man die obligatorische Inzucht dieser Ameisen in Betracht, nach welcher Begattungsweise, wie bei normaler Kopulation die Weibchen die Flügel abwerfen, so ist die zweite Koloniegründungsweise die wahrscheinlichere. Dies wird bestätigt durch die Tatsache, daß ich im ganzen nur vier geflügelte Weibchen fand.

Kolonie 6: Am 2. August 1917 am Rande der Chaussee Neuenstadt-Lignières entdeckt. Mittelgroßes *Pratensis*-Nest am Fuße einer jungen Kiefer. Dieses Nest bildet eine sogen. Zentralkolonie von *Formicoxenus*, die sich durch eine außergewöhnlich hohe Prozentzahl von Gastameisen von den vorigen unterscheidet. Das Zahlenverhältnis betrug **14:13**; also fast so viel *Formicoxenus* wie Wirtsameisen. Eine solch hohe Anzahl fand bis jetzt nur Adlerz in Südschweden, sie realisiert sich nur in besonders günstigen Fällen, weshalb Wasmann diesen Fällen das Prädikat „sehr selten" gibt. Beim Öffnen des Haufens liefen Tausende und Abertausende dieser kleinen, netten Ameisen mitten zwischen den Wirten umher. Sie zeigten ihre habituelle fieberhafte Hast und Behendigkeit. Drei geflügelte Weibchen waren darunter. Die Männchen, an ihren leierförmig gekrümmten

Antennen leicht erkennbar, machten zahlreiche Kopulationsversuche, wobei sie sich im blinden Eifer der sexuellen Aufregung sogar an Arbeiterinnen klammerten. Manchmal trug eine Schlepperin zwei Männchen übereinander einher. Nach etlichem Suchen fand ich die napfförmigen Nestchen in den Zwischenwänden des Wirtsnestes eingebaut. Zwei Kolonien mit Brut entdeckte ich in zwei leeren Schneckenhäuschen (*Helix nemoralis?*). Dies ist ein Analogon des Wasmann'schen *Cetonia*-Larvengehäuses.

Die Anzahl kleiner Zweigkolonien von *Formicoxenus*, von je etwa 60—100 Einwohnern ist sehr groß. Im selben Wirtshaufen findet sich also eine mehr oder minder große Anzahl von „Einzel"-wohnungen dieser Pygmäen.

Versuch 1. Etliche (ca. 20) *Formicoxenus* wurden in eine *Polyergus-Formica glebaria*-Kolonie (in einem Lubbock-Nest einquartiert) gesetzt. Sie wurden von *Polyergus* sowohl wie von *Formica glebaria* völlig ignoriert.

Versuch 2. Eine Handvoll Nestmaterial wurde in eine Schachtel geschüttelt, sie enthielt viele Gastameisen. Die *pratensis* wurden mit der Pinzette sorgfältig herausgelesen. Die *Formicoxenus* blieben wohl und munter, sie trugen ihre Brut zusammen, wobei sich auch die Weibchen aktiv beteiligten. Verschiedentlich sah ich Kopulationsversuche, wie in freier Natur. Außerdem war ich staunender Zeuge von allerliebsten Spielszenen. Etliche dieser niedlichen Ameisen balgten sich eine Zeitlang umher, eine Arbeiterin zerrte an der anderen, die sich sträubte oder sich schleppen ließ, eine andere faßte einen Arbeiter am Bein oder an den Mandibeln, sie kollerten über- und nebeneinander, bis einer der Spielgefährten davonlief um gleich wieder mit einem anderen diese possierliche Rauferei aufzunehmen. Es handelt sich hier nicht um einfache Kopulationsversuche, sondern um die bei den Ameisen vorkommenden Spiele, über die Gould, Huber, Forel und Wasmann berichten. Wir können sie als eine Regulation der Muskelenergie betrachten und möglicherweise bildet die Hitze den äußeren auslösenden Reiz. Das künstliche Nest ging mir nach 32 Tagen infolge Trockenheit zugrunde.

Versuch 3. Ich setzte einige indifferent geduldete Gäste von *Formica rufa* resp. *pratensis* (und zwar: *Thiasophila angulata*, *Nototheeta anceps* und *Leptacinus formicetorum*) zu einer Anzahl *Formicoxenus*. Sie wurden von diesen völlig ignoriert, was also diesbezügliche Beobachtungen Wasmann's bestätigt.

Kolonie 7 und 8: Siehe weiter unten.

Kolonie 9, 10 und 11: Kleine *pratensis*-Nester, enthielten sehr wenige Gastameisen, vorwiegend Weibchen und zwar Macrogynen.

Kolonie 13: Isoliert gelegenes *Rufa*-Nest, ohne Gastameisen.

Kolonie 7. 8. 14. 15. 16. 17. 18: Sämtliche Nester befinden sich auf einem kleinen, ca. 300 m² messenden Areal; sie sind eng benachbart und sie wurden deshalb besonders gründlich untersucht. Kol. 7 ist um 2 m von Kol. 8 entfernt, Kol. 17 und 18 nur etliche Schritte von 16 und 15.

Kol. 16 bildet wiederum eine Zentralkolonie, mit annähernd dem gleichen Zahlenverhältnis wie Kol. 6 (28 : 25 *prat.* zu *Formic.*). Dieses Nest bildet einen typischen *pratensis*-Haufen, der über einen ganz durchminierten Kiefernstrunk angelegt ist. Dieser Bau wurde am 28. VIII. 17 gründlich durchsucht. Geflügelte Weibchen fehlten gänzlich, Kopulationsversuche waren wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit seltener. Kol. 16 bot mir eine besonders günstige Gelegenheit, den Nestbau und die Verbreitung der Kolonien im Wirtsnest näher zu studieren.

Es ist notwendig hier eine kurze Darstellung der Architektur der Ameisenhaufen vorauszuschicken. Diese konischen Bauten setzen sich aus zwei Hauptteilen zusammen, dem eigentlichen Oberneste und dem tieferen Erdneste. Das Obernest bildet den allgemein bekannten „Ameisenhaufen". Das Erdnest kann durch Steingeröll oder durchnagte Baumstrünke (Kol. 16!) ersetzt resp. ergänzt werden. Ein Vertikalschnitt durch das Obernest zeigt uns eine periphere Schicht mit den trichterförmigen Nestöffnungen. Diese Schicht besteht namentlich aus zusammengelegten Koniferennadeln. Unter dieser Nestdecke folgt eine kompaktere Schicht, die die Galerien enthält. Sie ist aus feinerem Material gebaut und mit Erdkrümchen zusammengebacken. Gegen das Zentrum hin gdewinnt gröberes Baumaterial die Oberhand. Dickere und längere Zweiglein, Halme, Blattstiele u. s. w. bilden die Säulen und Wandungen der Brutkammer[6]). Darunter folgt das Erdnest[7]).

Die *Formicoxenus*-Nester bilden, wie schon bemerkt, kleine Höhlungen, die aus feinerem Material gebaut sind und deren Miniaturgänge frei in die Galerien des Wirtsnestes münden. Die Zahl dieser Zweignester ist verschieden und hängt von der Gesamtzahl der Gastameisen ab. In einer Scholle Nestmaterial von ca. 10 cm Durchmesser fand ich 11 solche Näpfchen, von denen einige auch

6) Siehe hierzu Forel: Fourmis de la Suisse p. 187ff. und die klassischen Darstellungen P. Hubers.

7) Eine an Kol. 20 vorgenommene Messung ergab folgende Resultate. Gesamthöhe vom steinigen Erdnest bis zum Gipfel des Haufens 45 cm.

Äußere periphere Deckschicht	6	cm,
mittlere feinere Galerieschicht	14—17	„ ,
innere gröbere Schicht	25	„ .

Diese Maße ändern sich natürlich mit den Gesamtdimensionen (resp. Alter) des Nestes.

untereinander in Verbindung standen. Ich bemerkte nun die Gesetzmäßigkeit, daß die *Formicoxenus*-Nestchen ausschließlich in der subperipheren Schicht angelegt sind und zwar mit Vorliebe in den Flanken des Haufens. Im Erdneste fehlt *Formicoxenus* ganz.

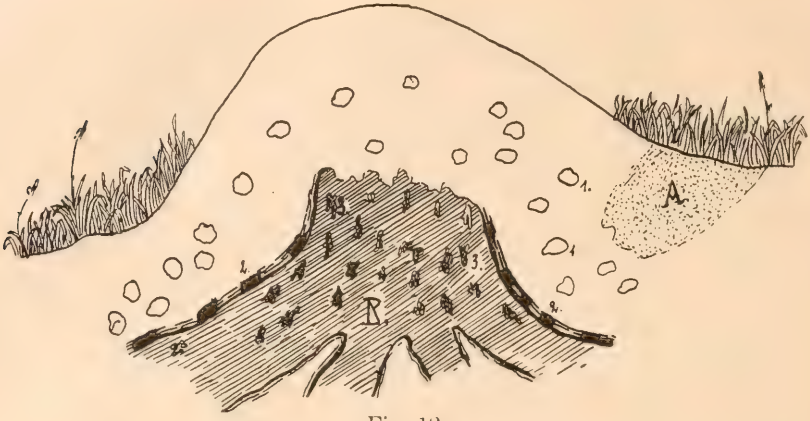


Fig. 12.

Nebenstehende Fig. 12 zeigt den halbschematischen Vertikalschnitt durch Kol. **16**. *A* ist der Nestbezirk einer *Solenopsis fugax*-Kolonie. *B*, = Kiefernstrunk. **1** sind die napfförmigen, mit Vorliebe in der subperipheren Schicht angelegten normalen *Formicoxenus*-Nester; **2** sind Nestchen, die zwischen der Schuppenborke des Kiefernstrunkes gelegen sind, wie wir sie so häufig bei *Leptothorax acervorum* und *L. muscorum* finden; **3** endlich veranschaulichen reine Holznester, die ins Holz genagt sind. Fig. 13 zeigt einen Horizontal-Querschnitt durch ein solches Holznest. *aa* = die Galerien der *pratensis* im Kiefernstrunk. Man sieht die Kammern und den feinen

Fig. 13.

Gang, der zu einer Galerie des Wirtsnestes führt. Diese Holz- resp. Borke- und Rindenester legen eine biologische Verwandtschaft mit *Leptothorax* nahe; beide gehören übrigens dem Tribus der *Myrmicii* an.

Eine besonders merkwürdige Tatsache besteht in dem gänzlichen Fehlen der *Formicoxenus* in den Nachbarkolonien 7, 14 u. 17, trotz allernächster Zentralkolonie. Ich fand keine Spur von Gastameisen in diesen Bauten. Wie können wir uns diese höchst eigentümliche Tatsache erklären? Anfangs glaubte ich die natürliche Ursache gefunden zu haben in dem Vorkommen der kleinen, kampflustigen *Solenopsis fugax* in den Kol. 14 und 17. Hiergegen spricht jedoch das Vorhandensein der Diebsameisen in Kol. 16 (s. Fig. 12), sowie das Fehlen derselben in Kol. 7. Die Lösung des Problems liegt höchstwahrscheinlich in dem Zufall, der die Infektion der ersteren Kolonie herbeiführte. Außerdem können lokale Nestvorteile die Auswanderung der *Formicoxenus* verhindern, so daß selbst Nachbarkolonien von ihnen frei bleiben. Hiermit berühren wir das Entstehen gewisser Zentralkolonien von *Formicoxenus*, wo das Zahlenverhältnis zwischen Gast und Wirt sich nähert. Um dieses Phänomen kausal zu erklären, müssen wir etwas weiter ausgreifen und nach ähnlichen Erscheinungen aus der Myrmekophilie suchen. So finden wir denn auch, daß die sogen. Zentralkolonien gewisser Ameisengäste temporär oder permanent sein können.

Temporäre Zentralisation[8]) kennen wir bei *Atemeles* und *Lomechusa*, die sich zur Paarung in bestimmten Wirtskolonien ansammeln. Beispiel[9]): Herr V. Ferrant fand bei Remich (Luxemburg) eine solche Paarungsversammlung von 30 *Atemeles paradoxus* in einem *Formica rufibarbis*-Nest.

Permanente Zentralisation kann beruhen auf der Initiative der Wirte oder der Gäste. Daß man z. B. größere *Atemeles*-Arten (*A. pubicollis*, *pratensoides* u. s. w.) gewöhnlich nur in einer oder wenigen Kolonien der betreffenden *Formica*-Wirte findet, hat größtenteils seine Ursache in der Initiative der Wirte, die schon an die *Atemeles*-Zucht gewöhnt sind. Beispiel[10]): 60 *Atemeles pratensoides* in einem *pratensis*-Haufen (Wasmann). Jedoch ist in den meisten Fällen die Initiative auf seiten der Gäste, besonders bei den indifferent geduldeten, zu denen ja auch *Formicoxenus nitidulus* gehört. So bildet die Zentralisation dieses Synoeken ein komplizierteres Problem als es den Anschein hat und man muß bei eingehender Analyse vorsichtig zu Werke gehen. Eine Hauptursache dieser Erscheinung liegt jedenfalls in der Inzucht. Befruchtete Ameisenweibchen werfen mehr oder weniger bald nach der Kopulation die Flügel ab, so daß sie an einen engeren Erdkreis gebunden sind. Bei *Formicoxenus* ist die Inzucht obliga-

8) Siehe Wasmann, Nr. 205, an versch. Stellen.
9) Vgl. Wasmann, Nr. 168, S. 82 (u. a. a. O.).
10) Vgl. Wasmann, Nr. 149, 168 (s. 15) u. s. w.

torisch, die befruchteten Weibchen werfen also im Mutternest schon die Flügel ab und müssen so dort verbleiben. Sie schrauben mit der Zeit die Einwohnerzahl herauf und die Zentralkolonie ist in voller Entwicklung. So lernen wir also auch die Infektionsdauer als wirkenden Faktor der Zentralisation kennen. Außer diesen zwei Hauptursachen kommen dann noch notwendigerweise lokale Faktoren hinzu wie: Bestimmte Nestvorteile (Kol. 16), günstige Lage (Kol. 6) und isoliert gelegene Wirtskolonie (+ Kol. 6). Geht mit der Zunahme der Gastameisen eine Vergrößerung des Wirtshaufens parallel, so ist die Zentralisation noch wesentlich gefördert. In allen diesen Fällen ist also eine Initiative von seiten der Wirte auszuschließen und wir können zwei Hauptfaktoren: Inzucht und Infektionsdauer annehmen, deren zentralisierende Wirkung je nach den Umständen durch lokale Ursachen ersetzt resp. ergänzt wird.

Versuch 1. Am 26. VIII. 17 isolierte ich eine kleine, etwa 25 Individuen zählende *Formicoxenus*-Kolonie. Als Nahrung gab ich eine zerquetschte *pratensis*-Larve, sie wurde fast vollkommen ignoriert. Nur selten berührte eine Gastameise den austretenden Saft, die Larve verschimmelte.

Versuch 2. Am 3. IX. 17 gab ich derselben Kolonie einige Tropfen Zuckersirup, welcher beleckt wurde, jedoch nicht besonders eifrig! Die Ameisen entwichen durch eine Öffnung.

Versuch 3. Am 28. VIII. 17 entnahm ich eine größere Anzahl (ein Leinensäckchen voll Nestmaterial) Gastameisen der Kol. 16. Nach Entfernung des gröberen Nestmaterials quartierte ich sie in eine Blechschachtel ein. Nachdem ich sie bis zum 5. IX. 17 hungern (?) gelassen hatte, gab ich zwei zerquetschte *pratensis*-Larven ins Nest. Die *Formicoxenus* begannen sofort eifrigst den Saft aufzulecken. Etwa 17 dieser Tierchen standen im Kreis um den Salttropfen herum, und man sah ihre Mundteile in eifriger Leckarbeit. Bei sämtlichen Individuen bemerkte ich eine eigentümliche zitternde Bewegung des Abdomens während des Aufleckens.

Versuch 4. Am 19. VIII. 17 gab ich ihnen eine zerquetschte Traubenbeere. Dieselbe Szene.

Versuch 5. Verdünntes Zuckerwasser wird mit gleicher Gier aufgeleckt.

Versuch 6. Einfacher Honig dagegen wird kaum geliebt. Einige Gastameisen leckten wohl hie und da daran, jedoch ohne besondere Sympathieäußerung. Nach einigen Tagen wird der Honig ignoriert.

Diese Versuche zeigen uns

1. daß *Formicoxenus* unterschiedslos tierische oder pflanzliche Nahrung zu sich nimmt,

2. daß sie jedoch flüssige Nahrung einer sirupösen, konsistenteren vorziehen.

Die Tatsache der Vorliebe für flüssige Nahrung brachte mich auf den Gedanken, daß vielleicht das Durchsickerungswasser der Ameisenhaufen den Gastameisen als Nährquelle (!) dient. Es steht fest (Adlerz, Forel, Wasmann u. a. m.), daß *Formicoxenus* sich nicht — wie etwa *Leptothorax Emersoni* von *Myrmica brevinodis* — von seiner Wirtsameise füttern läßt. Um jedoch über die angedeutete Idee entscheiden zu können, ließ ich alle Spekulation beiseite und wartete Regen ab.

Kolonie 19, 20, 21 und 22: Nach 5 Tagen Regen begab ich mich auf die Suche und ich entdeckte obige Kolonien am 3. Okt. 1917. Diese *pratensis*-Nester liegen auf einem grasigen, mit Eichen- und Berberitzengestrüpp bewachsenen Erdstrich. Ich fand hier die Tatsache, daß die *Formicoxenus* vorzugsweise sich in der subperipheren Flankenschicht anbauen, besonders klar bestätigt. Kol. 19 und 20 sind Zentralkolonien. In 20 fand ich wiederum eine kleine Kolonie in einem leeren Schneckenhaus. Außerdem entdeckte ich in sämtlichen Haufen kleine *Formicoxenus*-Nester, die sich (zwischen die bastartigen Blätter angelegt) am Grunde von dürren Blattbüscheln einer wilden Allium-Art befanden.

Ich konstatierte mit Freuden, daß sämtliche *Formicoxenus* einen aufgetriebenen Hinterleib hatten, wie es bei den Ameisen nach reichlicher Nahrungszufuhr immer vorkommt. Sie zeigten sogar größtenteils die weißen Intersegmentbänder. Dagegen war diese Erscheinung bei den *pratensis*-Wirten fast gar nicht ausgedrückt (ca. 3 %!); woraus eine gewisse Vorliebe der *Formicoxenus* für das Sickerungswasser zu ersehen ist.

Hier kommen jetzt einige physiko-chemische Überlegungen in Betracht.

Das Regenwasser ist bekanntlich das reinste natürliche Wasser; als solches hat es einen minimen osmotischen Druck und ein hohes Lösungsvermögen. Kommt es nun zur Erde, so sättigt es sich mit den Bodensalzen, die je nach der geologischen Formation variieren. Trifft es nun aber einen Ameisenhaufen, so sind die Verhältnisse wesentlich verschieden. Die relativ lockere Struktur gibt Anlaß zu Kapillaritätsphänomenen, zu denen sich kolloidale Quellungserscheinungen gesellen. Das Wasser sättigt sich mit den Bodensalzen (Karbonaten, Phosphaten u. s. w.) und nimmt auch organische Stoffe auf. Letztere entstehen durch bakterielle Einwirkung auf die pflanzlichen Stoffe, die so aufgeschlossen werden (Salze der Humussäuren?). Diese mineralischen und besonders die organischen Stoffe bieten also einen gewissen Nährwert; so können wir denn bis zu einem gewissen Grade diese Nähr-

quelle für *Formicoxenus* annehmen[11]). Es begreift sicht jetzt auch das Vorkommen der *Formicoxenus* in der subperipheren Schicht.

V. Die hypothetische Stammesentwicklung der Gastameise.

Nachdem wir die eigentümliche Lebensweise und die merkwürdigen morphologischen Formen von *Formicoxenus nitidulus* näher beleuchtet haben, stellt sich die Frage: Wie erklären wir uns diese Tatsachen?

Zuerst müssen wir die biologische Phylogenese des Gastverhältnisses zu den acervicolen *Formica*-Wirten darzulegen versuchen. *Formicoxenus* gleicht morphologisch den *Leptothorax*-Formen, biologisch erinnern sie auch an diese Ameisen und zwar durch ihre Holz- und Rindenester, die ja bei *Leptothorax acervorum*, *muscorum* u. s. w. die Regel sind. Außerdem neigen die heutigen *Leptothorax*-Arten zur Bildung von zusammengesetzten Nestern mit anderen Ameisen[12]). Man ist somit berechtigt, das jetzige Gastverhältnis von *Formicoxenus nitidulus* mit Wasmann (L. V, S. 225) aus einer zufälligen Nachbarschaft mit haufenbauenden *Formica*-Arten entstehen zu lassen. Die Vorteile, die das neue Nest den *Formicoxenus*-Vorfahren bot, erklären ferner, daß sich bei diesen Ameisen sodann das Engramm erblich fixiert hat, sich regelmäßig in den Bauten dieser Wirte niederzulassen.

Das evolutionstheoretische Problem der ergatoiden Männchen und der ergatogynen Mischformen ist viel schwieriger und komplizierter. Es ergeht uns hier genau so, wie beim Betrachten eines modernen impressionistischen Gemäldes. Von weitem stellt es ein harmonisches Ganzes dar, das beim Nähertreten in ein wirres Durcheinander von Farbenklecksen zerfließt. Ebenso stoßen wir bei einer näheren Analyse der einen oder der anderen Deszendenztheorie auf ein Labyrinth von Komplikationen und Widersprüchen, während von weitem betrachtet die eine oder die andere Erklärung uns vollkommen befriedigt, indem sie unserer Phantasie reichlich Platz zu Kombinationen läßt. Und so verstehen wir, daß uns eine einzige Richtungstheorie nicht ausreicht.

Wasmann (L. V, S. 225) erklärt die Entstehung der ergatoiden Männchen bei *Formicoxenus* durch die Naturalselektion; sie sind durch Variation entstanden und werden durch die Naturzüchtung weiter differenziert, indem sie den Vorteil der Aufgabe des

11) Daß diese Frage hiermit nicht abgeschlossen ist, ist selbstverständlich. Ich bin momentan damit beschäftigt einige chemische Untersuchungen (qualitative und quantitative) darüber anzustellen, die noch weiteres Belegmaterial bringen werden.

12) Wasmann, Nr. 177, S. 494—495. — Forel, Faune myrmécologique des Noyers. Bull. Soc. Vaud. 1903.

Hochzeitsfluges haben. Er spricht sich jedoch nur mit äußerer Reserve für diese Erklärungsweise aus; denn mit der Aufhebung der Irrfahrten, die der Hochzeitsflug mit sich bringt, begünstigt das flügellose, ergatoide Männchen die ungemein schädliche Inzucht. Die Zuchtwahl kann nur nützliche Charaktere begünstigen, sie setzt außerdem die problematische Bedingung einer erblichen Variation voraus. Sodann kann man noch folgende Objektionen machen: Warum hat sich bei allen Ameisenarten der Hochzeitsflug noch nicht durch ergatoide Männchen in Inzucht verwandelt? Warum bildet *Formicoxenus* mit einigen anderen Arten gerade die „vorteilhaftere" Ausnahme? Wir sehen hiermit ein, daß die Darwin'sche Selektionstheorie nicht auf die Gastameisen anwendbar wird.

Dagegen hat die direkte Anpassungstheorie mehr Wahrscheinlichkeitsmomente für sich. Emery[13]) nimmt die ergatoiden Männchen als reine Adaptationsprodukte an, „deren Grund und Bedeutung uns noch unbekannt bleibt". Diese von Emery eingeschlagene Richtung scheint uns die richtigere und wir können somit versuchen den direkten Einfluß der Umgebung resp. der Lebensweise in seine Faktoren zu zerlegen. Zu einer weiteren Analyse müssen wir notgedrungen unser Feld ausdehnen und Analogiefälle heranziehen. So finden wir ergatoide Männchen bei folgenden Ameisengattungen:

Formicoxenus,
Symmyrmica,
Cardiocondyla,
Ponera.

Dem gemeinsamen ergatomorphen Charakter entspricht der gemeinsame biologische Charakter kleiner Kolonien. Diese Tatsache bildet den Ausgangspunkt der weiteren Darlegungen. Rein theoretisch betrachtet ist für solche Ameisen die Inzucht als normale Begattungsweise anzusehen. In praxi ist sie jedoch noch nicht sicher festgestellt. Forel spricht sich schon im Jahre 1874 für die Inzucht bei den, in kleinen Gesellschaften lebenden, *Leptothorax*-Arten aus. Auch sprechen einige Neuenstädter Funde (gleichzeitiges Vorkommen der beiden Geschlechter von *Leptothorax tuberum* var. *affinis*) für diese Annahme. Dieses legt die Idee nahe, den Ergatomorphismus mit der Inzucht in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Wie verhalten sich unsere bekannten ergatomorphen Ameisenarten hierzu? Die beifolgende Tabelle gibt uns hierüber den gewünschten Aufschluß:

13) C. Emery. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Biolog. Zentralblatt, 1906, S. 35.

Ameisenart	Ergatomorphe:	Inzucht
Formicoxenus nitidulus Nyl. . . .	♂♂ u. ♀♀	obligatorisch
Symmyrmica chamberlini Wh. . .	♂♂ (u. ♀♀)	id.
Cardiocondyla-Arten (*stambuloffi* Fw. u. s. w.)	♂♂	id.
Ponera eduardi For.	♂♂	id.
Ponera punctatissima Rog.	♂♂	id.
Ponera ergatandria For.	♂♂	id.
Anergates atratulus Schenk. . . .	♂♂ u. ♀♀	id.
Polyergus rufescens Latr.	♀♀	fakultativ
Harpagoxenus sublaevis Nyl. . . .	♀♀	id.
Leptothorax acervorum F.	♀♀	id.
Leptothorax Emersoni Wh.	♀♀	id.
Leptothorax glacialis Wh. . . . . u. s. w.	♀♀	id.

Es sind in obiger Tabelle die ergatogynen Mischformen mit in Betracht gezogen. Über die näheren diesbezüglichen Verhältnisse von *Wheeleria*, *Epoecus*, *Sympheidole*, *Epipheidole*, *Anergatides* u. a. m. bedürfen wir noch weiterer Forschung. Die obige inkomplette tabellarische Übersicht berechtigt uns ohne Zweifel zur Schlußfolgerung eines kausalen Zusammenhanges zwischen dem Ergatomorphismus und der Inzucht[14]). Mit dieser Erklärung haben wir den Entwickelungsprozeß der Ergatomorphie vom unsicheren Boden der Hypothesen auf den festen Grund tatsächlicher, noch aktuell wirkender Faktoren geführt. Diese Methode ist von nicht zu unterschätzendem Vorteil und wir lesen über sie folgende Zeilen[15]):

„ . . . le naturaliste qui croit en la variation indéfinée de l'espèce, peut et doit se demander sous quelles influences les êtres vivants ont acquis leur organisation actuelle, il est amené à penser que les causes qui ont agi autrefois agissent encore aujourd'hui; il n'a aucune raison de supposer que notre planète joue un rôle privilégié dans l'univers, que la nature qui nous entoure n'a d'autre raison d'être que de servir de cadre à l'homme et que l'époque où nous vivons diffère essentiellement des époques passées; il doit rechercher les causes naturelles des transformations produites et peut espérer que la connaissance du présent l'aidera à pénétrer les mystères du passé."

14) Für die ergatoiden Weibchenformen kommen noch andere Momente in Betracht, die der primären Ursache der Inzucht aber nicht den Rang ablaufen.

15) Leclerc du Sablon, Les incertitudes de la Biologie, 1914, S. 11.

Wir sehen in den ergatoiden Männchen von *Formicoxenus*[16]) *nitidulus* eine Endfunktion eines natürlichen Entwicklungsprozesses, und wir müssen suchen durch die Differentialrechnung der aktuellen Größen die Funktion möglichst klar auszudrücken. Für die Gastameise gestaltet sich der Entwickelungsgang, dessen Basis die Inzucht ist, nun folgendermaßen:

a) Als grundlegender Faktor für das Zustandekommen der ergatoiden *Formicoxenus*-Männchen nehme ich innere organische Eigentümlichkeiten seiner Vorfahren an. Als Stammform der *Formicoxenus* kommen *Leptothorax* resp. *Leptothorax*-Ahnen in Betracht. *Leptothorax* ist im baltischen Bernstein (unteres Oligocän) schon mit fünf Arten vertreten[17]); man kann somit die Differenzierung der *Leptothorax*-Formengruppe als posttertiär bezeichnen.

Die Annahme einer gewissen Prädisposition ist nichts mystisches, sondern eine reelle Tatsache, deren heutiger Ausdruck die geringe Verschiedenheit des Weibchens und des Arbeiters, sowie eine bestimmte Tendenz zu einer polymorphen Auflösung sind (z. B. *Leptothorax acervorum*). Diese Grundlage stellt somit den Anknüpfungspunkt zu einer Entwicklung der ergatoiden Männchen von *Formicoxenus* dar. Da die Variabilität eine primordiale Eigenschaft des lebenden Protoplasmas ist, könnte man diesen ersten Faktor darauf zurückführen. Ich unterlasse es hier aus dem einfachen Grunde einer besseren Übersicht.

b) Als direkter treibender Faktor kommt sodann die Inzucht in Betracht; diese Begattungsweise übt einen unmittelbaren Einfluß auf die Keimesanlagen aus, der die ergatomorphe Tendenz auf die Männchen übertrug. Die schädliche Wirkung der Inzucht ist in der Zoobiologie wohl allgemein angenommen: wir begreifen also, daß sie einen schädlichen Charakter wie die Ergatomorphie, die die normale Befruchtungsweise gänzlich verdrängt, ausbilden kann. Während bei einer selektionistischen Erklärungsweise die Inzucht als sekundäres Produkt auftritt, und zwar in diesem Falle als eine „Überentwicklung" im Sinne Dahl's, kommt ihr in unserer Hypothese eine primär dirigierende Rolle zu.

c) Außer dieser direkten Wirkung der „Adelphogamie", gibt sie noch zu einem zweiten akzessorischen Einfluß Anlaß. Es tritt bei einmal entstandenem Dimorphismus des *Formicoxenus*-

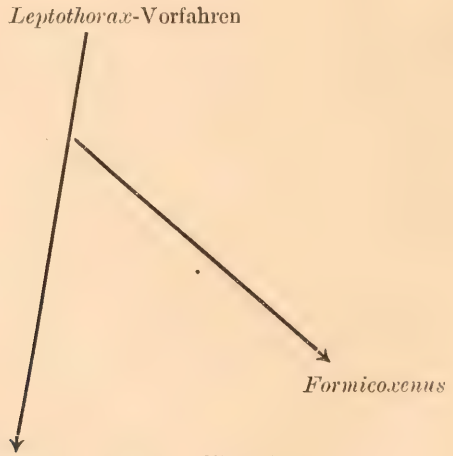
16) Es liegt mir fern, alle in der Tabelle angegebenen Konvergenzfälle nach ein und demselben Schema erklären zu wollen. Allen ist jedoch ein Faktor gemeinsam: die Inzucht: die weitere Differenzierung des ergatomorphen Charakters hängt, wie wir sehen werden, auch von sekundären Einflüssen ab.

17) W. M. Wheeler. The Ants of the Baltic Amber. Schriften der Phys. Ökonom. Gesellsch. zu Königsberg 1915 (S. 4 und 63ff.).

Männchens ein gewisses selektionistisches Moment in Kraft und zwar in Gestalt der physiologischen Segregation[18]), dieser Entwicklungsfaktor wirkt **positiv**, indem er durch Automixis die ergatomorphen Charaktere häuft und **negativ**, indem er die vernachlässigten geflügelten Formen ausmerzt.

Ob die *Formicoxenus*-Männchen nun durch eine sprungweise Variation oder durch langsame, kontinuierliche Entwickelung entstanden sind, ist sich gleich. Die Hauptsache ist jedenfalls, die Inzucht als wirkenden Faktor angenommen zu haben. Möglicherweise kommt der halbparasitären Lebensweise der Gastameisen auch ein modifizierender Einfluß zu.

Fassen wir somit die phylogenetischen Resultate kurz zusammen, so finden wir zuerst den folgenden hypothetischen Stammbaum von *Formicoxenus nitidulus*:



Heutige *Leptothorax*-Formen. Fig. 14.

Sodann haben wir den modifizierenden Einfluß der Inzucht an einem hübschen Beispiel klargelegt. Zum Schluß ziehen wir die Folgerung, daß bei evolutionstheoretischen Betrachtungsweisen nicht ausschließlich eine oder die andere Richtungstheorie ausreicht, sondern daß alle diese Theorien unter dem Namen Naturgesetze sich gegenseitig unterstützen und ergänzen.

Anmerkung bei der Korrektur: Ich habe mittlerweile in Erfahrung gebracht, daß der variationsbildende Einfluß der Inzucht durch ein hübsches experimentelles Beispiel an *Vanessa levana-prorsa* zu Zürich klargelegt wurde.

---

18) Romanes, J. T. Physiological selection 1885 (London).

Über die Entwicklung der Ergatogynen wird später berichtet werden.

Schlußfolgerungen.

Die Hauptresultate lassen sich summarisch in folgenden Sätzen zusammenfassen:

I. Morphologisch-biologische Resultate.

a) Die statistische Karte zeigt, daß die Zentralkolonien ungefähr den Mittelpunkt des *Formicoxenus*-Bezirkes bilden; sie sind vermutlich die primären Infektionsnester, von wo aus die Art sich raketenartig weiter verbreitet hat.

b) Die sogen. Zentralkolonien sind eine direkte Folge der Inzucht, der Infektionsdauer, zu welchen Faktoren sich dann lokale Vorteile gesellen können.

c) Der Nestbauinstinkt von *Formicoxenus* ist nicht starr fixiert, sondern er zeigt ein gewisses plastisches Modifikationsvermögen, indem die Gastameisen bestimmte Vorteile (Schneckenhäuschen u. s. w.) auszunützen verstehen.

d) Als Nahrung ist für *Formicoxenus* bis zu einem gewissen Grade das Durchsickerungswasser anzusehen (Biologische und physikochemische Wahrscheinlichkeitsmomente).

II. Phylogenetische Resultate.

a) Die Verwandtschaft von *Formicoxenus* mit *Leptothorax*, die schon morphologisch ziemlich klar ausgedrückt ist, wird durch die Holz- und Rindenester der ersteren biologisch bestätigt.

b) Der hypothetische Entwicklungsprozeß der *Formicoxenus*-Männchen ist folgender: Direkte dirigierende Momente sind Prädisposition und Inzucht. Mehr oder weniger mittelbare Faktoren sind Automixis und die halbparasitische Lebensweise.

Referate.

Fr. Zacher. Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung.

Systematisches und synonymisches Verzeichnis der im Gebiete des Deutschen Reiches bisher aufgefundenen Orthopteren-Arten (*Dermaptera*, *Oothecaria*, *Saltatoria*).

S. I—VIII, 1–288, mit einer Verbreitungskarte. Jena 1917. Gustav Fischer. Preis M. 10.—.

Verfasser gibt eine Zusammenstellung der einheimischen Orthopteren mit Aufführung der Synonymik und der Verbreitung. Solche systematisch-tiergeographischen Zusammenfassungen aller Arten einer Tiergruppe sind für den deutschen Faunisten stets von der allergrößten Wichtigkeit und es wäre zu wünschen, daß recht bald die ganze deutsche Fauna in entsprechender Weise von Spezialisten behandelt würde. Noch willkommener wäre vielleicht das Werk manchem gewesen, wenn kurze Diagnosen oder Bestimmungsschlüssel beigefügt wären.

Verfasser gibt nun aber wesentlich mehr, als er in dem Titel verspricht: Einen umfanglich geringeren, inhaltlich aber durchaus nicht minder wichtigen Teil schickt er voraus, der allgemeinere Fragen enthält und deshalb hier etwas näher besprochen sein mag.

Nachdem Verfasser im Kap. 1 einen Überblick über die Arbeiten früherer Forscher gegeben hat, wendet er sich in Kap. 2 zu Ausführungen über den Artbegriff: Der Artbegriff Lotsy's, der auf der Unmöglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften sich gründet und nach dem die Verschiedenheit auch nur einer einzigen Erbanlage, eines Gens, die Zugehörigkeit zu verschiedenen Arten bedingt, ist für die Praxis der Orthopterensystematik nicht annehmbar. Wenn sich die zahllosen Färbungsspielarten mancher Gruppen als genotypisch verschieden herausstellten, was nach Untersuchungen von Nabour und Beobachtungen von Karny, Wheeler und Hancock nicht unwahrscheinlich ist, so müßten manche der jetzigen Species in eine unübersehbare Reihe von Arten aufgelöst werden. Andererseits geht entschieden Ramme zu weit, wenn er den Färbungsabweichungen als „Zustandsformen" jede Bedeutung für die Systematik abspricht. Für die Praxis ist die Definition Plates am brauchbarsten, der als Zugehörige einer Art alle Individuen betrachtet, die mit der Artdiagnose stimmen, ferner alle abweichenden Individuen, die mit ihnen durch häufig auftretende Übergänge verbunden sind, mit ihnen im genetischen Zu-

sammenhang stehen oder mit ihnen durch Generationen fruchtbar sich paaren.

Doch auch da gibt es Schwierigkeiten: Manchmal sind heute meist als gute Arten betrachtete Formen durch Übergänge verbunden, oder bei uns getrennte Formen sind in entlegenen Teilen des Verbreitungsgebietes durch Zwischenformen verknüpft. Bei anderen Arten ist diskontinuierliche Variabilität vorhanden, indem ohne Übergänge brachyptere und macroptere Formen auftreten. Nach Beobachtungen des Verfassers kommen die kurzflügeligen Formen besonders an feuchten Orten, die langflügeligen an trockenen vor. Das stimmt auch im wesentlichen mit der Feststellung überein, daß bei den Feldheuschrecken flugunfähige Formen im Walde überwiegen und in der trockenen Steppe fast ganz fehlen. Verfasser sieht aber nicht, wie Morse in der Kurzflügeligkeit eine Anpassung an das Leben im Walde, wo fliegen schwierig und unpraktisch ist, sondern vermutet ihre Entstehung als Mutation durch unmittelbare Einwirkung der Feuchtigkeit, wie ja auch bei Hautflüglern Flügellosigkeit durch Einwirkung von Kälte auf die Puppe sich erzielen läßt.

Die Veränderlichkeit in der Färbung machen die Orthopteren besonders geeignet für Studien über Vererbung, Variabilität und Anpassung: Gering ist die Variabilität bei den *Dermaptera, Oothecaria, Locustodea* und *Gryllodea*. Bei den im Verborgenen lebenden Formen, wie Ohrwürmern und vielen Schaben, ist die geringe Veränderlichkeit leicht verständlich. Größer ist sie schon bei solchen Blattiden, die sich im Sonnenschein tummeln und besonders groß ist sie bei den *Acridoidea*. Hier zeigt sich, daß die Variabilität in ganz bestimmten Bahnen verläuft und daß bei einer Reihe von Arten ein gewisser Paralllelismus der Farbenabweichung auftritt. Man findet eine weitgehende habituelle Ähnlichkeit mancher im übrigen gut unterscheidbarer Arten, die auf demselben Substrat leben, so daß man zu der Auffassung kommt, daß die Färbung durch die Lebensweise bedingt wird. Die bunte Farbe von Teilen, die in der Ruhe verborgen getragen, in der Bewegung aber gezeigt werden deutet Vosseler als Kontrastmimikrie, Morse als Signalfarben für Artangehörige, besonders des anderen Geschlechts; Verfasser aber bestreitet beide Ansichten und nimmt physiologische Gründe für sie an. So zeigt sich in bestimmten Fällen, daß blaue Farben der Hinterflügel an einen geringeren Feuchtigkeitsgrad des Klimas, rote an einen höheren gebunden sind.

Nachdem Verfasser (Kap. 3) die Zahl der deutschen Geradflügler (94 sichere und 11 unsichere Arten) sowie ihre Verteilung auf die einzelnen Ordnungen und Familien besprochen hat, wendet er sich im nächsten Kapitel zu den Arealen der Arten und der Einteilung Deutschlands in faunistische Gebiete: Mehr als die Hälfte sind über ganz Deutschland verbreitet und die meisten von diesen bewohnen ein Gebiet vom mittleren Sibirien bis nach Frankreich oder bis zur spanischen Grenze. Die anderen Arten

fehlen in größeren oder kleineren Teilen Deutschlands. Man kann das Gebiet in folgende Areale einteilen: Alpengebiet, süddeutsches, nordwestdeutsches und nordostdeutsches Gebiet.

Was die Frage der Herkunft der Deutschen Orthopterenfauna betrifft (Kap. 5), so kann man bei der großen Wärme- und Trockenheitsliebe der Tiere vermuten, daß nach Schluß der Eiszeit das Gebiet so gut wie orthopterenleer war. Bei Beginn der Eiszeit standen den weichenden Geradflüglern drei Rückzugsgebiete offen, Südwesteuropa, die Länder um das schwarze Meer und Sibirien-Ostasien. Von dort sind sie dann später wieder eingewandert, so daß wir eine südwestlich-lusitanische, eine südöstlich-pontische und eine nordöstlich-sibirische Gruppe unterscheiden können. Wenn wir in derselben Formation unter gleichen Lebensbedingungen 2—3 sehr nahe verwandte Arten beobachten können, so ist anzunehmen, daß es Nachkommen einer voreiszeitlichen einheitlichen Art sind, die sich in den Rückzugsgebieten zu vikariierenden Arten ausgebildet und später nach der Rückwanderung wieder auf dem gleichen Areal getroffen haben. Die Rückwanderung ist in drei Perioden erfolgt, von denen die letzte noch andauert. Von den diskontinuierlich verbreiteten Arten sind einige als Relikte aus der Eiszeit, andere als Vorposten von neueingewandernden Arten anzusehen.

Im 6. Kapitel untersucht Verfasser die „dynamischen Faktoren" der Verbreitung, die Verbreitungshemmnisse, die Abhängigkeit vom Klima, Boden und Pflanzenwuchs und die Lebensgemeinschaften. Dann bespricht er (Kap. 7) die Beziehung zu Menschen. Er gibt hier eine Zusammenstellung des Auftretens von Wanderheuschrecken, der, an und für sich recht geringen, Schädigungen durch Geradflügler sowie der Einschleppung von lästigen Mitbewohnern der menschlichen Häuser. Das Schlußkapitel des allgemeinen Teiles behandelt das Auftreten der Orthopteren im Kreislauf des Jahres.

C. Zimmer, München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band | **Mai 1918** | **Nr. 5**

ausgegeben am 31. Mai

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: K. v. Frisch, Beitrag zur Kenntnis sozialer Instinkte bei solitären Bienen. S. 183.
P. N. Schürhoff, Die Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon* S. 189.
A. Lipschütz, Bemerkungen zur Frage über die Ernährung der Wassertiere. S. 196.
H. Henning, Zur Ameisenpsychologie. S. 208.

Beitrag zur Kenntnis sozialer Instinkte bei solitären Bienen.

Von **Karl v. Frisch**, Wien.

Als ich gegen Ende des Monats Juli an einem regnerischen Tage einen bewaldeten Höhenrücken entlang ging, der sich am Ufer des Wolfgangsees hinzieht, bemerkte ich auf einer Waldblöße eine kleine Ansammlung ameisenartiger Tierchen, die sich an einem aus dem Grase aufragenden dürren Halme eng zusammengedrängt hatten. Bei genauerem Zusehen erkannte ich sechs Männchen der solitär lebenden Bienengattung *Halictus*; der dürre Halm war ein vertrockneter Blütenstengel der Komposite *Buphthalmum salicifolium*: das Blütenköpfchen war abgefallen, nur die kleinen Blätter saßen noch verrunzelt da und dort am Stengel, und wo das oberste dieser Blättchen vom Stengel entsprang, hatten sich die Bienen zusammengeschart (vgl. die Abbildung, welche das obere Ende des Stengels darstellt). Sie rührten sich kaum, putzten sich nur ein wenig, doch ab und zu wurde eine von ihnen lebhafter, flog davon und

beschrieb auf der Waldblöße einige Kreistouren, geriet wohl auch ganz außer Sicht, doch binnen kurzem kam sie zurück und setzte sich wieder an den alten Platz zu den übrigen. Eine von ihnen fing ich. Die anderen wurden, als der Abend kam, immer stiller und es störte sie auch nicht, als ich versuchte, sie durch wiederholtes Antippen an den Stengel aufzujagen. Erst ein kräftiger Stoß ließ sie nach allen Seiten auseinanderstieben. Nun war ich gespannt, ob ich sie überhaupt wieder zu Gesicht bekommen würde, und wenn, ob sie sich dann auf dem gleichen Blütenstengel oder auf einem der zahlreichen anderen niederlassen würden. Nach 2—3 Minuten kehrte die erste Biene zurück und flog nach einigen kurzen Zick-Zack-Touren genau an den alten Platz, wo sie still sitzen blieb. Nach etwa 5 Minuten kam die zweite und ließ sich an einem Punkte des Stengels nieder, der um einige Zentimeter höher lag als der frühere Versammlungsort. Hier bewegte sie sich unruhig hin und her, flog wieder auf, kehrte zurück und geriet nun etwas zu tief an den Stengel. Wieder ließ es ihr keine Ruhe, wieder flog sie auf und fand nun den richtigen Ort, wo sie sich neben die erste Biene setzte, ohne sich mehr zu rühren. Nach kurzer Zeit kamen rasch nacheinander zwei weitere Bienen zurück und gesellten sich zu den früheren. Die fünfte (eine hatte ich gefangen) sah ich nicht wieder.

Während der folgenden 3 Tage ging ich häufig nach jenem Platze. In den Morgen- und Abendstunden sowie des Nachts konnte ich sicher sein, die Bienen an ihrem Halme versammelt zu finden[1]). Tagsüber war ihr Verhalten verschieden. Bei trüber Witterung, die leider vorherrschte, blieben sie ruhig sitzen oder beschränkten sich auf kurze Ausflüge. Doch wenn die Sonne durch die Wolken brach, wurden sie lebhafter und flogen auf der Lichtung umher, wobei sie sich bald da, bald dort auf einen Zweig oder ein Blatt setzten, mit besonderer Vorliebe aber immer wieder an ihrem alten Plätzchen ruhten. Und als am vierten Tage der Sonnenschein etwas dauerhafter wurde, flogen sie alle davon und

1) Eine kleine Episode sei nebenbei erwähnt: Ich sah einmal gegen Abend eine Schnecke, die wesentlich größer war als der ganze von den Bienen eingenommene Raum, den Halm hinaufkriechen. Diese saßen ganz still, die unterste mit dem Kopfe nach abwärts und mit vorgestreckten Fühlern. Als die Schnecke beim Aufwärtskriechen mit den Fühlern der untersten Biene in Berührung kam, wurde sie von dieser mit den Fühlern betastet, worauf die Schnecke ihren Kopf zurückzog. Als sie ihn wieder vorstreckte, versetzte ihr die Biene mit einem Vorderfuße einen Tritt ins Gesicht, der ganz kräftig sein mußte, denn die Schnecke zog sich fast ganz in ihr Haus zurück. Als sie dann von neuem vorwärts wollte, erhielt sie wieder einen, und späterhin mehrere, rasch aufeinanderfolgende Fußtritte von seiten der Biene, die sich nicht von der Stelle rührte. So ging es fort, bis ich den Störenfried entfernte.

ich bekam trotz stundenlangem Warten keine von ihnen zu sehen, bis sie eine neue Regenwolke wieder zurückführte.

Mein Urlaub war zu Ende und so nahm ich die ganze Gesellschaft in mein Sammelglas und befestigte sie später an dem *Buphthalmum*-Stengel möglichst getreu in der Stellung, die sie einzunehmen pflegten. Nach diesem Präparat ist die nebenstehende Skizze angefertigt.

Natürliche Größe.

Ich würde diese kleine Beobachtung nicht der Mitteilung wert halten, wenn sie mir nicht im Zusammenhang mit anderen Beobachtungen und Überlegungen von gewissem Interesse zu sein schiene.

Von der Lebensweise der solitären Bienen bis zu dem Treiben der nahverwandten Honigbiene mit ihren hochentwickelten sozialen Instinkten ist ein weiter Weg. Doch manche solitäre Bienen mit primitiven sozialen Instinkten, und dann die Hummeln, bilden Zwischenglieder, die, wenn sie sich auch nicht direkt in die Stammreihe der Honigbiene einfügen, uns doch ahnen lassen, welchen Weg die Natur hier gegangen ist.

Die meisten unserer solitären Bienenarten leben streng solitär. Das Männchen stirbt bald nach der Begattung, das Weibchen baut für jedes Ei eine gesonderte Wiege und sobald der nötige Futtervorrat beschafft, das Ei gelegt und die ganze Anlage, oft in kunstvoller Weise, nach außen geschützt ist, kümmert sich die Mutter nicht im geringsten mehr um das vollendete Werk und die ausschlüpfende Larve. Wenn manche Solitäre gelegentlich in größeren Gesellschaften nistend angetroffen werden, kann man kaum von einem sozialen Triebe sprechen, denn eine günstige Nistgelegenheit, die sich z. B. in einer Lehmwand bietet, ist das Bindeglied zwischen ihnen, und auch sie kümmern sich in der Regel weder umeinander noch um die Brut. Doch bietet solche äußerliche Vergesellschaftung schon Gelegenheit zu intimeren Beziehungen, wie sie manchmal in der Benützung eines gemeinsamen Flugkanales für die getrennten Nestanlagen oder in gemeinsamen Abwehraktionen bei drohender Gefahr zum Ausdrucke kommen[2]). Bei manchen solitären Bienenarten ist ein gemeinsames Überwintern einer größeren Zahl von Männchen und Weibchen der gleichen Art, oder auch von Weibchen

2) Man findet Näheres über diese Verhältnisse und auch den Nachweis der einschlägigen Literatur bei v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903 (auch im Biolog. Zentralbl. Bd. 23 erschienen) und v. Buttel-Reepen, Leben und Wesen der Bienen, Braunschweig 1915.

allein, in ausgehöhlten Pflanzenstengeln oder Erdlöchern wiederholt beobachtet worden, und dies bezeugt schon deutlicher das Vorhandensein eines gewissen „Herdentriebes", obwohl auch hier die Versammlung der Tiere an geeigneten Plätzen durch die Gunst äußerer Verhältnisse erleichtert werden mag.

Sucht man bei unsern solitären Bienen nach solchen Anzeichen primitiver sozialer Instinkte, so fällt die Gattung *Halictus* besonders auf. Gemeinsame Überwinterung kennen wir zwar außer von *Halictus* auch von anderen solitären Bienengattungen. Doch über die Benützung eines gemeinsamen Flugloches zu den Nestern liegt hier eine Beobachtung vor, die zwischen den Weibchen von *Halictus longulus* eine engere Beziehung vermuten läßt, als sie zufällige Nachbarschaft ergeben würde. Aurivillius[3]) „fand 10—20 Individuen (lauter Weibchen) in einem Nest vereinigt. Eines der Weibchen bewachte stets den Eingang, indem es mit seinem Körper resp. Kopf den engen Flugkanal vollkommen ausfüllte; mit der Pinzette entfernt, ersetzte sofort ein anderes Weibchen seine Stelle. Kam ein zur Kolonie gehöriges Weibchen angeflogen, so zog sich der Wächter schnell in den sich bald erweiternden Gang zurück, um die Passage freizugeben, und schloß alsdann aufs neue den Eingang mit seinem Kopf. Belästigt, drehte er sich um und zeigte seinen Stachel. Nachdem Aurivillius einige Weibchen mit der Pinzette entfernt, verbarrikadierte ein Weibchen den Eingang von innen mit Erdpartikelchen. — Leider nahm Aurivillius keine genaue Untersuchung vor, so daß wir nicht wissen, ob vielleicht nur ein gemeinsamer Flugkanal in Frage kommt und die Nester der verschiedenen Weibchen noch getrennt angelegt wurden oder ob hier schon ein wirklicher Familienbau vorliegt."

Einen weiteren, wichtigen Fortschritt finden wir bei *Halictus quadricinctus* F. Das Weibchen legt seine Zellen in Form einer kleinen Wabe aus Lehm an, und wenn die letzte Zelle gebaut, das letzte Ei gelegt ist, verweilt die Mutter dennoch auf den Zellen, „bebrütet die Wabe" und erlebt meist das Ausschlüpfen der jungen Larven[4]).

Ich will nicht weiter ausführen, welche Hypothesen, welche tatsächlichen Zwischenstufen von diesen Anfängen hinüberleiten zum Bienenstaat. Nur betonen möchte ich, daß das Auftreten von einem gewissen Instinkt der Zusammengehörigkeit die Voraussetzung für eine solche Entwicklung bildet. Und solchen sozialen

3) Ich zitiere nach v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903, p. 28.

4) Vgl. v. Buttel-Reepen, l. c. und Verhoeff, Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus*, insbesondere einer Übergangsform zu sozialen Bienen. Zool. Anz. Bd. 20, 1897, p. 369—392.

Instinkt sehen wir bei meinen *Halictus*-Männchen in seiner reinsten Form.

Alfken erwähnt, daß *Halictus*-Männchen oft in zahllosen Exemplaren an Stengeln ruhend anzutreffen seien[5]) und es ist von den Männchen verschiedener solitärer Bienenarten bekannt, daß sie sich zur Nachtruhe in größerer Zahl an geeigneten Plätzen zusammenfinden. Auch ich habe zahlreiche Exemplare von *Halictus*-Männchen an Strauchwerk versammelt gefunden, aber ein derart konsequentes Festhalten bestimmter Individuen an einer nach Millimetern begrenzten Örtlichkeit, die in keiner Weise einen besonderen Vorzug bot, ist mir neu gewesen[6]).

War schon nicht einzusehen, warum ein *Buphthalmum*-Stengel vor anderen Stengeln und Zweigen der Umgebung bevorzugt werden sollte, so standen überdies in nächster Nähe noch andere verdorrte *Buphthalmum*-Stengeln, die sich von jenem bevorzugten anscheinend in keiner Weise unterschieden, und doch von den Bienen nie aufgesucht wurden. Es konnte ihr Zusammentreffen kein zufälliges sein, wie man es bei massenhaftem Vorkommen annehmen könnte, denn in der Umgebung sah ich während dieser Tage weit und breit kein anderes Exemplar von *Halictus*. Es war kein Verweilen an gemeinsamer Geburtsstätte, wie die Versammlungen mancher Raupen und anderer Insektenlarven. Es konnte nicht Wärmebedürfnis sein, was sie zusammenführte, denn wenn sie auch enge beieinander saßen, so berührten sie sich doch höchstens mit den Fußspitzen und in jedem Blütenköpfchen wären sie besser vor Kälte bewahrt gewesen als an dem im Winde schwankenden Stengel. Das Plätzchen

5) J. D. Alfken, Die Bienenfauna von Bremen. Abhandl. naturwissensch. Ver. Bremen, Bd. 22, H. 1, 1913, pp. 41 und 42.

6) Ich fand in der Literatur nur eine knappe Angabe, die auf ähnliche Verhältnisse bei einer anderen solitären Biene hindeutet. Es handelt sich um eine exotische Form: die im tropischen Amerika heimische Gattung *Tetrapedia*. Nach Peckolt (vgl. H. Friese, Monographie der Bienengattungen Exomalopsis, Pilothrix, Melitoma und Tetrapedia, Annalen des k. k. naturhistor. Hofmuseums Wien, Bd. 14, 1899, pp. 275 u. 276) setzen sich die Männchen bei Sonnenuntergang „auf eigentümliche Weise auf den Zweig eines Urwaldstrauches, stets dasselbe Bäumchen wählend, dicht angereiht eine hinter der anderen, sich mit den Mandibeln festheftend, der Hinterleib erhöht, auf diese Weise mehrere Zweige von 30—50 cm Länge dicht bedeckend, im ersten Anblick mit den gelbrötlichen Haaren des Hinterteiles einem Zweige mit Blüten ähnlich. Dieselben sitzen sehr fest und lassen den Zweig ins Glas bringen, ohne aufzufliegen. Bei Sonnenaufgang verlassen sie die Ruhestätte und verschwinden, mein Sohn konnte in der Nähe kein Exemplar wieder beobachten".

Wären uns von den Weibchen dieser solitären Bienengattung Äußerungen sozialer Instinkte bekannt, so wäre es naheliegend, in dem geschilderten auffälligen Verhalten der Tetrapedia-Männchen den Ausdruck eines der Gattung innewohnenden geselligen Triebes zu erblicken, der, bei den Männchen bedeutungslos, beim Nestbau und der Brutpflege der Weibchen eine wesentliche Rolle spielen könnte. Doch scheint über die Lebensweise der Weibchen Näheres leider nicht bekannt zu sein.

bot ihnen auch keinen anderen Schutz, es deckte sie nicht vor dem Regen und sie fanden keine Nahrung dort. Nur sich selber fanden sie, indem sie an jenen Ort immer wieder zurückkehrten, und sie bewiesen so das Vorhandensein eines sozialen Triebes.

Dies mag als Stütze gelten für die Theorie, welche in der Gattung *Halictus* ein wichtiges Zwischenglied zwischen solitären und sozialen Bienen sieht.

Die Drüsenzellen des Griffelkanals von Lilium Martagon.

Von P. N. Schürhoff, Oelschau bei Leipzig.

Die biologische Bedeutung der zweikernigen „Drüsenzellen", die ich an dem Vorkommen derartiger Zellen an den Griffelkanälen von *Sambucus*[1]) erläutert habe, veranlaßte mich den im Einzelfalle gefundenen Fragen weiterhin nachzugehen und als Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen möchte ich über die zweikernigen Epidermiszellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon* berichten.

Die oben genannten „Drüsenzellen", die sich außer bei *Sambucus* auch bei *Adoxa moschatellina* finden, wurden bereits vor meiner Veröffentlichung von Lagerberg[2]) beschrieben aber unrichtig gedeutet. Lagerberg schreibt: „Es kommt aber in den Griffelbasen noch ein leitendes Gewebe anderen Ursprungs vor. Ich möchte es als spezifisch leitendes Gewebe bezeichnen. Es wird von vier resp. fünf voneinander isolierten und streng lokalisierten Gewebepartien gebildet. Schon in sehr jungen Blüten sieht man, wie eine unmittelbar unter der Epidermis der Griffelfurchen liegende und dieselben umschließende Zellschicht eine Sonderentwicklung andeutet. In fertigem Zustand erweist sich diese Schicht aus sehr großen Zellen mit dichtem Zytoplasma und auffällig großen Kernen zusammengesetzt. Besondere Reservestoffe kommen hier nicht vor, es lassen sich aber in diesen Zellen des öfteren eigenartige Entwicklungsvorgänge beobachten. So betreffs ihrer Kerne. Diese wachsen bisweilen sehr beträchtlich heran und machen allem Anschein nach dieselben Veränderungen durch, die das Chromatin der Archesporzellkerne in den Prophasen kennzeichnen. Die Entwicklung bleibt aber meistens mit der Synapsis stehen. Da eine Mehrzahl dieser Zellen meist eine solche Ausbildung aufzuweisen pflegt, nimmt hierdurch das gesamte Gewebe ein Aussehen an, das eine besonders auffällige Ähnlichkeit mit einem vielzelligen, in Entwicklung begriffenen Archespor zeigt. Vielleicht lassen sich die in diesem

---

1) Schürhoff: Uber regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von *Sambucus*. Biolog. Zentralbl. 1916, Bd. 36.

2) Lagerberg: Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina*. K. Svensk. Vetenskaps. Handlingar Bd. 44, Nr. 4.

spezifisch leitenden Gewebe eintretenden Kernveränderungen mit den Vorgängen vergleichen, die in malignen Neubildungen sowohl bei Menschen als Tieren beobachtet wurden. In solchen Gebilden kommen nämlich nicht selten eigenartige Kernteilungsbilder vor, die durch das Auftreten diakinetischer Figuren eine bestimmte Ähnlichkeit mit den heterotypischen Teilungsbildern erhalten. In unserem Falle bei *Adoxa* handelt es sich auch um ein degenerierendes Gewebe, obgleich hier die Umbildung der Kerne nicht über die frühen Prophasen hinausgeht, scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß wir es in beiden Fällen mit dem gleichen Prinzip zu tun haben. Manchmal unterliegen jedoch die Kerne dieser Zellen keinen solchen Umbildungen wie den eben geschilderten. Ohne sich merkbar zu vergrößern, zeigen sie jedoch früher oder später Zeichen von Degeneration. Sie wechseln die Form, werden länglich oder hantelförmig und es setzt eine amitotische Kernteilung ein, so daß in dieser Weise jede Zelle mehrere kleine Kerne (am öftesten aber zwei) aufzuweisen hat — gewissermaßen dieselben Prozesse, die sich in den Tapetenzellen der Staubbeutel abspielen."

Der letzte Satz dieser Angaben ist von besonderer Wichtigkeit, da er zeigt, daß Lagerberg der richtigen Deutung dieser mehrkernigen Zellen sehr nahe war. Bevor wir aber auf eine Deutung seiner Befunde eingehen, ist es nötig auch seine Angaben über *Sambucus* heranzuziehen:

„Die archesporähnliche Ausbildung dieses Gewebes ist hier dadurch noch auffälliger, daß fast sämtliche Zellen eine Entwicklung einschlagen, wie sie für Archesporzellen im allgemeinen charakteristisch ist. Die Kerne wachsen beträchtlich, die Entwicklung bleibt aber nicht mit der Synapsis stehen, sondern das Chromatin macht hier sämtliche Stadien der Prophasen durch. Fig. 37 Taf. II bildet hier somit eine frühzeitige Diakinese eines solchen vegetativen Kerns ab. Die Doppelchromosomen bilden hier die gewöhnlichen diakinetischen Figuren — Ringe habe ich jedoch nicht gesehen — und sind sämtlich an der Kernmembran befestigt. Ihre Zahl läßt sich als 18 feststellen. Die aus solchen Kernen hervorgehenden Kernspindeln verraten eine unverkennbare Ähnlichkeit mit einer heterotypischen Spindel, und es scheint sogar nicht ausgeschlossen zu sein, daß bei der einsetzenden Teilung eine Art Reduktion der Chromosomen stattfinden konnte. Nach der Teilung bildet sich keine Zellplatte, und es entstehen somit zweikernige Zellen. Die Zweikernigkeit kann aber auch wie bei *Adoxa* durch amitotische Teilungen bewirkt werden."

Nach meinen Untersuchungen handelt es sich bei *Sambucus* um „Drüsenzellen", sei es, daß diese selbst Stoffe erzeugen, die chemotropisch auf den Pollenschlauch wirken, oder aber daß sie nur Material für die Tapetenzellen des Griffelkanals liefern. Die

erstere Ansicht scheint mir allerdings wahrscheinlicher zu sein. Ich konnte ferner feststellen, daß die Zweikernigkeit bei *Sambucus* stets durch mitotische Teilung erreicht wird, daß aber die beiden Tochterkerne häufig verschmelzen.

Dieser Vorgang der Kernverschmelzung ist von Lagerberg als Amitose aufgefaßt worden. In der Tat ist es nicht immer leicht, Kernverschmelzung und Amitose zu unterscheiden, da man einem bestimmten Zustand nicht ansehen kann, ob er auf die eine oder die andere Weise entstanden ist, doch läßt sich daraus, daß die Zweikernigkeit auf mitotischem Wege durch Nichtausbildung der Zellplatte zustande kommt, mit Sicherheit sagen, daß die Pflanze zu gleicher Zeit unter der gleichen Bedingung zu dem gleichen physiologischen Zweck nicht auch den so artverschiedenen Vorgang der Amitose in Anwendung ziehen wird. In diesem Urteil können wir uns auf das Verhalten der Kerne der Tapetenzellen in den Antherenfächern stützen, die, wie wir sehen werden, auch in anderer Beziehung sehr große Ähnlichkeit mit den Drüsenzellen im Griffel von *Adoxa* und *Sambucus* aufweisen und eine Erklärung für die Annahme Lagerberg's geben, daß es sich um Diakinesestadien gehandelt habe, woraus er auf versprengte Archesporzellen schließen zu müssen glaubte. Ich zitiere hierfür Strasburger's[3]) Beschreibung der Tapetenzellen von *Wikstroemia indica*: „Alsbald vermehren die mit Inhalt sich dicht anfüllenden Tapetenzellen ihre Kerne. Hans Winkler gibt richtig an, daß das nur auf mitotischem Wege geschieht. Ich halte überhaupt entgegengesetzte Behauptungen für Tapetenzellen auf Grund meiner Erfahrungen für unzutreffend. Da die mitotische Vermehrung der Kerne in den Tapetenzellen, soweit letztere, was ja meist der Fall ist, mehrkernig werden, sich schon frühzeitig vollzieht, eine Zellteilung der Kernteilung aber niemals folgt, so trifft der Beobachter zu Beginn seiner auf die Pollenmutterzellen gerichteten Studien schon die mehrkernigen Zustände in den Tapetenzellen an. Kernteilungen erfolgen in diesen dann nur noch vereinzelt, wohl aber liegen die Kerne derselben Zelle meist einander an und zeigen vielfach auch Stadien der Verschmelzung. Letztere machen den Eindruck direkter Teilungen und können zu solcher Deutung leicht verleiten. Innerhalb der nicht in Mitose befindlichen Tapetenkerne sind Chromatinkörner von fast gleicher Größe, in annähernd übereinstimmenden Abständen, an der Kernwandung verteilt ... In einzelnen Kernen wird man auch an Stelle des einen oder des anderen größeren Kornes eine Gruppe von zwei, selbst mehr Chromatinkörner finden."

Die vollkommene Gleichartigkeit zwischen der Entstehung der zweikernigen Zellen in den Tapetenzellen und in den Drüsenzellen

3) Strasburger: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts u. s. w. Jena 1909.

von *Adoxa* und *Sambucus*, ferner das Auftreten von Kernverschmelzungen, sowie die physiologische Bedeutung dieser mehrkernigen Zellen läßt uns nach weiteren Übereinstimmungen suchen. Wir können daher in dem „Stadium der Diakinese" Lagerberg's ohne Schwierigkeit die von Strasburger beschriebenen Chromatinkörnchen, die häufig in Gruppen zu je zwei auftreten, wiedererkennen. Ich selbst habe solche Kerne, bei denen die Verteilung der Chromatinkörner an eine Diakinese erinnern könnte, in meiner Abb. 4 wiedergegeben.

Ganz besonders einer Diakinese ähnlich sind aber auch Abbildungen von Tahara[4]), die die Tapetenzellen von *Morus indica* darstellen. Insbesondere die Fig. 19 zeigt zwei Kerne, bei denen die „Doppelchromosomen" sehr deutlich sind. Tahara gibt an, daß es sich hier um die Prophase zweier, syndiploider Kerne handle, jedenfalls ist es klar, daß ähnliche Bilder Lagerberg zu seiner Deutung veranlaßt haben.

Daß die Tinktionsfähigkeit der Kernsubstanz in drüsigen Zellen bedeutend steigt, ist eine bekannte Tatsache. Bei Pflanzen, welche im Kernretikulium distinkte Chromatinansammlungen besitzen, erscheinen dieselben in drüsigen Zellen auffallend herangewachsen. In den Verdauungsdrüsen der insektivoren Pflanzen können sich in den Kernen sogar chromosomenähnliche Gebilde entwickeln, dasselbe kommt auch in einigen Zellen vor, welche eine endotrophe Mykorrhiza besitzen. Němec[5]) beschreibt auffallende Chromatinansammlungen in Pilzverdauungszellen einiger Mykorrhizawurzeln von *Platanthera bifolia*. Dieselben treten als sehr große, unregelmäßig gestaltete Gebilde in geringer Anzahl im Kerninnern auf, außerdem enthält der Kern noch zahlreiche kleinere Körperchen, die sich ebenso färben.

Endlich möchte ich noch betonen, daß die „Drüsenzellen" mit ihren beiden Kernen schon sehr früh ausgebildet sind, so daß sie meistens schon völlig fertig sind, wenn der Embryosack sein einkerniges Stadium besitzt. Damit stimmt überein, daß auch die Tapetenzellen der Antherenfächer sich frühzeitig meistens schon vor dem Stadium der Synapsis ausbilden.

Wir finden also, daß Zellen mit ganz typischer sekretorischer Funktion durch Mitose in den zweikernigen Zustand übergehen und daß auch relativ häufig bei ihnen Kernverschmelzungen auftreten.

Es dürfte daher von Interesse sein festzustellen, ob sich noch ähnliche Fälle feststellen lassen. Da die Drüsenzellen am Griffel-

4) Tahara: Über die Kernteilung bei Morus. Bot. Magazine, Tokyo, Bd. XXIV, Nr. 287.

5) Němec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge, Berlin 1910.

kanal von *Adoxa* und *Sambucus* ein ausgesprochenes Familienmerkmal darstellen, so lag es nahe zu untersuchen, ob die Zellen, die für gewöhnlich die sekretorische Tätigkeit entfalten, die in dem genannten Falle zur Spezialisierung bestimmter Drüsenzellen geführt hat, also die Epidermiszellen des Griffelkanals auch durch Zweikernigkeit ausgezeichnet sind.

Ein ganz bevorzugtes Objekt der botanischen zytologischen Forschung ist stets *Lilium Martagon* gewesen und alle wichtigen Fragen sind an diesem Objekt so häufig geprüft und überprüft worden, daß es als sicher erscheinen sollte, daß alle zytologischen Eigentümlichkeiten der Befruchtungsorgane dieser Pflanze klargestellt seien. Dem ist nun aber keineswegs so. Um es gleich vorweg zu nehmen, finden sich in den Epidermiszellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon* fast regelmäßig zwei Kerne bezw. ihr Verschmelzungsstadium. Trotzdem ist in der Literatur, die sich doch z. B. mit den Tapetenzellen der Antherenfächer ausführlich beschäftigt hat, hierüber nichts bekannt.

Strasburger[6]) gibt hierüber z. B. nur an: „Die Zellen, die diesen Kanal auskleiden, sind nach ihm zu etwas vorgewölbt; sie zeigen sich an der dem Kanal zugekehrten Seite mit homogenen, stark lichtbrechenden Inhalt, im übrigen mit brauner Substanz erfüllt. Nach dem Kanal zu sind die äußeren Schichten ihrer Wand verquollen.“ Overton[7]) schreibt nur: „Mittelst der zweizelligen Narbenpillen werden dann die Keimschläuche in den Griffelkanal dirigiert. Dieser Kanal ist von einer Schicht plasmatischer Zellen ausgekleidet, deren Außenmembrane dick, oben weich sind.“

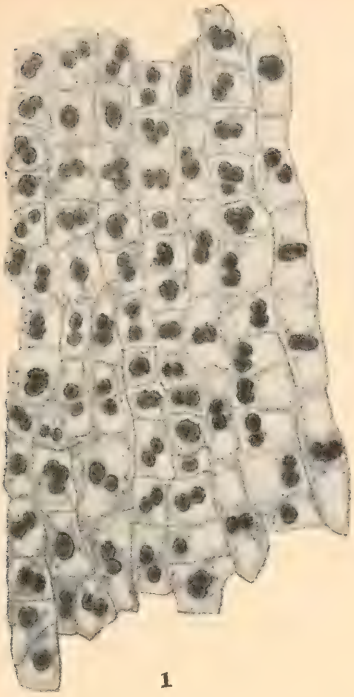
Es ist allerdings zu betonen, daß auch hier noch insofern ein gewisser Unterschied besteht, als man die zweikernigen Zellen am häufigsten im oberen Teile des Griffelkanals findet und vor allem anschließend an die Narbe bis zu einer Tiefe von 5—10 mm.

Meine Untersuchungen erstreckten sich außer auf *Lilium Martagon* vor allem auf bestäubte Griffel von *Lilium candidum*. Ich stellte fest, daß hier zweikernige Zellen in den Tapetenzellen des Griffelkanals nicht vorkommen. Überall war nur ein Kern in jeder Zelle zu finden, die sich von den entsprechenden Kernen von *Lilium Martagon* schon in ihrer Struktur deutlich unterschieden, sie zeigten nämlich nur die Chromatinkörnchen stark gefärbt, während eine allgemeine starke diffuse Färbung des Kernes außerdem nicht zu finden war.

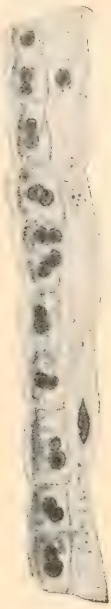
---

6) Strasburger und Koernicke: Das Botanische Praktikum. Jena 1913, S. 607.

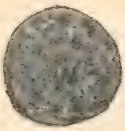
7) E. Overton: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. Festschriften für Nägeli und Kölliker. Zürich 1891.



1

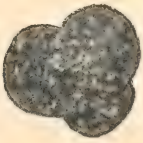


2

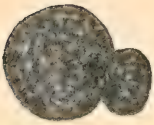


3

4



5



6

7

8

9

10

11

12

13

14

Hervorheben möchte ich noch, daß die degenerierenden Kerne in den Griffelkanälen von *Lilium candidum* häufig auch eine hantelförmige Gestalt annehmen, doch ist bei ihnen in diesem Stadium jede Struktur geschwunden und sie färben sich mit Safranin gleichmäßig intensiv rot, etwa wie verklumpte Chromosomen.

Auch an anderem Material von Monokotylen und Dikotylen stellte ich Beobachtungen an, jedoch mit negativem Ergebnis, so daß ich die Zweikernigkeit der Tapetenzellen des Griffelkanals vorläufig auf *Lilium Martagon* beschränken muß.

Eine gute Übersicht ergeben solche Stellen, die gewissermaßen Flächenschnitte der Griffelkanalepidermis darstellen. Abb. 1 zeigt ein derartiges Präparat. Wir sehen, daß fast jede Zelle mit zwei Kernen versehen ist.

Eine wichtige Frage ist nun die Entstehung dieser Zweikernigkeit. Da wir wissen, daß die Tapetenzellen der Antherenfächer und ebenfalls die Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* und *Adoxa* durch normale Mitosen zweikernig werden und andererseits die Funktion der Epidermiszellen des Griffelkanals von der der genannten Zellen nicht wesentlich abweicht, so wird man in erster Linie zu der Ansicht neigen, daß auch die Vermehrung dieser Kerne auf mitotischem Wege geschieht und nachfolgend eine teilweise Verschmelzung der Kerne erfolgt. Doch ist diese Annahme irrig. Die Vermehrung der Kerne in den Epidermiszellen des Griffelkanals erfolgt durch Amitose. Der Beweis hierfür wird dadurch erbracht, daß erstens keine Mitosen zur Beobachtung gelangten, ferner fanden sich keine Überbleibsel des Phragnoplasten, die z. B. bei *Sambucus* recht lange erhalten bleiben, auch das Aussehen der Kerne ließ deutlich erkennen, daß eine Differenzierung, die auf Prophasen oder Anaphasen zurückzuführen gewesen wäre, durchaus nicht vorhanden war. Dagegen ließ sich feststellen, daß die meisten Zellen mit zwei Kernen sich im obersten Teile des Griffels, also in der Nähe der Narbe befanden, während etwa 10 mm abwärts nur noch verhältnismäßig selten zweikernige Zellen auftraten, der Übergang wurde gebildet durch typische Amitosen. Wären diese Kernbilder Kernverschmelzungen, so müßte der Übergang von einkernigen Zellen über Mitosen zu zweikernigen Zellen und von dort erst zu Kernverschmelzungen führen, während in unserem Falle der Übergang für Amitosen charakteristisch ist, nämlich: einkernige Zellen, Amitosen, zweikernige Zellen.

Die Struktur der sich amitotisch teilenden Kerne und der beiden Kerne in den zweikernigen Zellen und der älteren einzelnen Kerne in den Griffelkanälchenepidermiszellen ist völlig gleich. Alle Kerne zeichnen sich durch eine sehr starke Färbung aus, wie dies auch

von Strasburger[8]) und Shibata[9]) für Amitosen beschrieben wird. Hervorzuheben ist, daß Kernkörperchen in den sich amitotisch teilenden Kernen nicht zu erkennen waren.

Die Amitose wird eingeleitet durch ein Wachstum des Kernes, wobei seine Färbbarkeit und seine Struktur nicht verändert werden. Hat der Kern etwa die doppelte Größe des normalen Kerns erreicht, so beginnt er sich in der Mitte einzuschnüren und zwar findet diese Einschnürung an dem ganzen Umfang in gleicher Weise statt (s. Abb. 4, 8 und 9); in manchen Fällen ist die Furchung nicht in der Mitte angelegt, so daß anfänglich der eine Teilkern kleiner ist (Abb. 6), doch gleichen sich diese Unterschiede wieder aus, wir finden zum Schluß zwei völlig gleiche Kerne. Auch findet man Kerne, die anscheinend gleichzeitig in drei Tochterkerne zerfallen, ob wirklich sofort drei Kerne gebildet werden, dürfte fraglich erscheinen. Ich glaube zwar in manchen Fällen drei Kerne haben feststellen zu können, doch läßt die Tatsache, daß sich diese Kerne stets teilweise decken, keine endgültige Deutung zu, da es möglicherweise nicht zu einer völligen Durchtrennung der drei Teilkerne kommt. Das Ergebnis der amitotischen Teilung bilden normalerweise zwei Tochterkerne, die sich häufig teilweise decken (Abb. 10, 11, 12), aber auch einzeln liegen (Abb. 14). In seinem Aussehen und seiner Färbbarkeit unterscheidet sich ein solcher auf amitotische Weise entstandener Tochterkern nicht von den Kernen der einkernigen Griffelkanalzellen.

Ob die erhöhte Färbbarkeit auf eine Vermehrung der Chromatinsubstanz oder der Nuklearsubstanz, wie Strasburger annimmt, zurückzuführen ist, möchte ich nicht entscheiden. Wichtig jedoch scheint mir die Feststellung zu sein, daß es sich um Kerne eines spezifisch ausgebildeten Gewebes handelt, dessen Tätigkeit mit der einmaligen kräftigen Funktion seiner Zellen beim Befruchtungsakt beendigt ist. Daher haben die Kerne keine morphologischen Funktionen mehr auszuüben und die Amitose dürfte somit hier den Ausdruck einer infolge dieser Kernvermehrung aufs höchste gesteigerten sekretorischen Funktion darstellen. Diese Deutung würde mit der bisherigen Annahme, daß durch die Amitose der morphologischen Tätigkeit des Zellkerns das Todesurteil gesprochen ist, in vollkommener Übereinstimmung stehen.

Als Zweck dieser Kernteilung nehme ich die erzielte Vergrößerung des Kernvolumens und der Kernoberfläche im Verhältnis zum Cytoplasma an, wodurch eine Erhöhung der Intensität der Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma gegeben ist, wie ich dies

8) Strasburger: Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner's Festschrift 1908.

9) Shibata: Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902.

auch für eine Erklärung der Zweikernigkeit der Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* zugrunde gelegt habe. In der Amitose dürften wir dann gewissermaßen eine überstürzte Teilung des Kerns erblicken, die vielleicht erst durch einen bei der Bestäubung erfolgenden Anreiz erfolgt.

Zum Schlusse möchte ich noch angeben, daß die Beobachtungen an bestäubten Griffeln von *Lilium Martagon* angestellt waren. Die Bestäubung war 6, 12 und 18 Stunden vor der Fixierung erfolgt. Fixiert wurde mit Chromessigsäure, geschnitten 5 und 10 μ dick, gefärbt mit Safranin-Wasserblau 6 B.

Tafelerklärung.

Lilium Martagon.

Abb. 1. Oberflächenschnitt durch die Epidermis des Griffelkanals. Fast sämtliche Zellen enthalten zwei Kerne oder Amitosen. Vergr. 250.

Abb. 2. Längsschnitt durch den Griffelkanal. Schleimepidermis sichtbar. Größenverhältnis der Drüsenzellenkerne und der Kerne des Griffelgewebes. Vergr. 250.

Abb. 3—14. Amitosen in den Epidermiszellen des Griffelkanals. Vergr. 1500.

Bemerkungen zur Frage über die Ernährung der Wassertiere.

Von **Alexander Lipschütz**, Bern.

I.

Bis vor kurzem wurde ziemlich allgemein angenommen, daß in der Ernährung der Wassertiere ähnliche Beziehungen herrschen wie in der Ernährung der Landtiere: daß die kleinen Planktonalgen die Produzenten organischer Stoffe sind und von den Tieren des Planktons gefressen werden, die selbst wieder größeren Tieren als Nahrung dienen. Vor etwa zehn Jahren hat Pütter[1]), gestützt auf eine große Reihe von Berechnungen und auf eigene Versuche, den Nachweis zu führen versucht, daß diese Auffassung falsch sei. Pütter wies darauf hin, daß im Verdauungskanal der Wassertiere sehr wenig, häufig gar keine geformte Nahrung gefunden wird. Auch sei der Gehalt des Seewassers an Plankton so gering, daß das Plankton unmöglich hinreichen könnte, um den Bedarf der Wassertiere an Nährstoffen zu decken. Alle Gewässer, auch das Seewasser, enthalten aber eine gewisse Menge von organischen Stoffen in Lösung. Pütter glaubte darum annehmen zu können, daß sämtliche Wassertiere die im Wasser gelösten organischen

1) Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909. — Vergleichende Physiologie. Jena 1911. — Der Stoffwechsel der Kieselschwämme. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XVI, 1914.

Verbindungen in ihrem Stoffhaushalt verwerten. Diese gelösten organischen Verbindungen stammen nach Pütter aus der Lebenstätigkeit der Algen. Pütter bestreitet allerdings nicht, daß auch die geformte Nahrung eine Rolle für die Wassertiere spielen, ja unentbehrlich für manche Formen sein könnte. Quantitativ kommt jedoch nach Pütter vor allem diejenige Nahrung in Betracht, die den Wassertieren in Form von gelösten organischen Verbindungen geboten wird. Pütter hat seine Auffassung auch auf die Fische übertragen und sie hier durch eine Reihe von Versuchen zu stützen versucht. Bezüglich aller Einzelheiten, die der Pütter'schen Theorie zugrunde liegen, muß auf die Arbeiten von Pütter verwiesen werden.

Die Auffassung von Pütter hat eine Reihe von Einwänden erfahren, die ich vor mehreren Jahren in einer zusammenfassenden Arbeit kritisch zu behandeln versucht habe[2]). Prinzipiell kann die Möglichkeit nicht bestritten werden, daß die Wassertiere die im Wasser gelösten organischen Stoffe verwerten. Es ließen sich jedoch Einwände gegen die einzelnen Grundlagen der Theorie erheben. Vor allen Dingen kommt hier in Betracht, daß unsere Kenntnisse über den Nahrungsbedarf der Wassertiere noch sehr unvollkommen sind und daß die Werte für den Stoffverbrauch, die im Experiment gewonnen werden, keinesfalls die Größe des wirklichen Stoffverbrauches in der freien Natur anzeigen. Gelegentlich einer Reihe von Versuchen an Fischen[3]), die ich vor acht Jahren auf Anregung von Pütter ausgeführt habe, konnte ich zeigen, wie sehr der Verbrauch durch die Versuchsbedingungen in die Höhe geschraubt werden kann. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Angaben, welche von den Autoren auf Grund von Atmungsversuchen an Wassertieren über die Höhe des Stoffverbrauches derselben gemacht wurden, weit über den wirklichen Verbrauch der Wassertiere in der freien Natur hinausgehen.

Ebenso unvollkommen sind auch unsere Kenntnisse über den Gehalt der Gewässer an Plankton. Es unterliegt nach den Untersuchungen von Lohmann[4]) gar keinem Zweifel, daß der Gehalt der Gewässer an Plankton je nach der Jahreszeit ganz außerordentlichen Schwankungen unterliegt. Sehr groß sind natürlich auch die örtlichen Verschiedenheiten im Planktongehalt der Gewässer. Es ist also unzulässig, bei der Behandlung der Frage, welch eine Menge von Nährstoffen Wassertieren in Form

2) Lipschütz, Die Ernährung der Wassertiere durch die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer. Ergebnisse der Physiologie, Bd. XIII, 1913.

3) Lipschütz, Zur Frage über die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910. Vgl. S. 84 u. 85.

4) Lohmann, Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütter's Untersuchungen hierüber. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 2, 1910.

von Plankton zur Verfügung steht, ganz allgemein von dem Planktongehalt der Gewässer zu sprechen. Diese Frage muß für jede einzelne Lebensgemeinschaft gesondert behandelt werden. Lohmann[5]) hat ferner gezeigt, daß man mit dem Planktonnetz immer nur ein „Teilplankton" fängt, nicht das „Gesamtplankton", zu welchem auch Formen gehören, die durch die Maschen der feinsten Netze hindurchgehen. Diese Formen können durch Filtrieren oder Zentrifugieren des Wassers gewonnen werden. Es ist das „Nanoplankton" oder das „Zwergplankton", das vielleicht eine große Rolle in der Ernährung vieler im Wasser lebenden Formen spielt. Befunde von Lohmann, Murray, Woltereck, Dieffenbach, Sachse und Einar Naumann[6]) sprechen in dieser Richtung. Auch die Bakterien kämen nach Lohmann als Nahrungsquelle in Betracht.

Auch die Frage, inwiefern von den Befunden von Nahrung im Verdauungskanal der Wassertiere auf die Art ihrer Ernährung geschlossen werden darf, ist nicht so einfach zu beantworten. Ein wichtiges Moment, das niemals aus dem Auge gelassen werden darf, ist hier die Tatsache, daß viele Wassertiere „Gelegenheitsfresser" sind. Die Erfahrung hat gezeigt, daß die Wassertiere eines sehr weitgehenden Hungers fähig sind. Fische können, wie ich am Aalmonté gezeigt habe, zwei Drittel und sogar mehr von ihrem Brennwert im Hunger einbüßen[7]). Es ist auch sichergestellt, daß bei den Fischen periodisch Hungerzeiten wiederkehren. Es sei hier vor allem auf die bekannten Befunde von Miescher am laichenden Rheinlachs hingewiesen. Reibisch hat ferner gezeigt, daß bei den Schollen der Ostsee die periodischen Schwankungen des Ernährungszustandes nicht allein auf das Laichgeschäft zurückzuführen sind, da auch die jüngeren, nicht geschlechtsreifen Tiere den periodischen Wechsel von gutem und schlechtem Ernährungszustand mitmachen. Von Bedeutung ist auch die Tatsache, daß die Intensität des Stoffwechsels während des Hungers sehr stark abnimmt, so daß während eines relativen Nahrungsmangels der hungernde Organismus den veränderten Ernährungsverhältnissen bis zu einem gewissen Grade angepaßt ist.

Was schließlich die experimentellen Grundlagen der Pütter'schen Theorie betrifft, so sind bisher alle Versuche, eine Verwertung von im Aquarium gelösten organischen Verbindungen im Stoffwechsel der Wassertiere direkt nachzuweisen, negativ ausge-

5) Lohmann, Die Probleme der modernen Planktonforschung. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1912.

6) Vgl. hierzu die Besprechung von Lipschütz, Die ernährungsbiologische Rolle des Zwergplanktons. Monatsh. f. d. naturwissensch. Unterricht, Bd. VII, 1914.

7) Lipschütz, Über den Hungerstoffwechsel der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910.

fallen oder diese Versuche lassen keine Entscheidung zu. Solche Versuche wurden von Pütter, Lipschütz und Kerb an Fischen, von Knörrich, Wolff und Kerb an Krustaceen, von Pütter an Actinien und Ascidien ausgeführt. Eine Verwertung von im Aquarium gelösten organischen Verbindungen konnte mit Sicherheit niemals nachgewiesen werden[8]).

Die Auffassung von Pütter, daß die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer als Nahrung für die Wassertiere dienen können, erscheint nach alledem nicht in genügender Weise begründet. Aber wie so häufig in der Geschichte der Wissenschaften, hatte auch hier eine Theorie, die der genügenden Begründung entbehrte, die Anregung zu einer weiteren Vertiefung des Problems gegeben. Pütter hat das große Verdienst, die quantitative Seite des Problems der Ernährung der Wassertiere stärker betont zu haben, als es früher der Fall gewesen, und damit eine neue ersprießliche Diskussion des Problems der Ernährung der Wassertiere eingeleitet zu haben. Eine Reihe von Momenten, die Pütter zur Begründung seiner Theorie herangezogen hatte, sind im Laufe der letzten Jahre nach ihrer quantitativen Seite hin untersucht worden. So die Frage nach dem Gehalt des Seewassers an gelösten organischen Verbindungen durch Henze und Raben, die Frage über den Gehalt des Seewassers an Planktonorganismen (vgl. oben) und schließlich die Frage über die Zusammensetzung des Inhaltes des Verdauungskanals bei den Wassertieren. Die Untersuchungen, welche die an letzter Stelle genannte Frage betreffen, sind von G. J. Petersen und seinen Mitarbeitern ausgeführt worden. Diese Untersuchungen haben unsere Kenntnisse über den Stoffhaushalt der Gewässer in ganz außerordentlichem Maße erweitert und sie sind der Anlaß zu den vorliegenden Bemerkungen, da die Arbeiten von Petersen und seinen Mitarbeitern es gestatten, das von Pütter aufgeworfene Problem von neuen Gesichtspunkten aus zu diskutieren.

II.

Petersen[9]) hebt hervor, daß man sich in den Untersuchungen, die zur Frage über die Ernährung der Wassertiere ausgeführt wurden, bisher darauf beschränkt habe, festzustellen, welche Arten sich im Verdauungskanal der untersuchten Formen finden. Man hat sich soviel mit der Rolle, die dem Plankton im Stoffhaushalt des Meeres zukommt, beschäftigt, daß man eine andere mögliche Nahrungsquelle beinahe ganz übersehen habe. Diese bisher wenig

8) Lipschütz, Die Ernährung der Wassertiere u. s. w. Ergebnisse der Physiologie, Bd. XIII, 1913. Vgl. Abschnitt III.

9) C. G. J. Petersen and P Boysen Jensen, Animal life of the sea bottom, its food and quantity. Report of the Danish Biological Station, XX. 1911.

beachtete Nahrungsquelle ist nach Petersen der staubfeine Detritus des Bodens, der, wie die Untersuchungen Petersens und seiner Mitarbeiter ergeben haben, in relativ kleinen und flacheren, so den dänischen Gewässern eine hervorragende Rolle im Stoffhaushalt der Gewässer spielen kann. Auf die Möglichkeit, daß dem Detritus eine Bedeutung in der Ernährung der Wassertiere zukommt, hatten übrigens schon Lohmann[10]) und Murray (vgl. S. 151) hingewiesen.

Mit Hilfe neuer von Petersen eingeführter Methoden gelingt es, die obersten Bodenschichten der Gewässer zutage zu fördern. Boysen Jensen[11]) hat die obere braune Bodenschicht in verschiedenen Teilen des Limfjordes eingehend untersucht. Diese Bodenschicht, die eine Dicke von 1—2 mm hat, besteht aus staubfeinen Teilchen, die locker beisammenliegen. Unversehrte Organismen kommen nur selten in ihr vor. Die chemische Untersuchung ergab, daß die braune Bodenschicht organische Verbindungen enthält. Die organischen Verbindungen sind zum Teil stickstoffhaltig. Bemerkenswert ist der Gehalt der braunen Bodenschicht an Pentosan, da sich daraus Schlüsse auf den Ursprung der organischen Substanzen der Bodenschicht ziehen lassen. Die Pentosane sind die im Pflanzenreich sehr verbreiteten Polysaccharide der Pentosen, d. h. der Zucker mit fünf Kohlenstoffatomen im Molekül. Es ist zunächst von Interesse, daß die Bodenschicht um so reicher an organischen Substanzen und an Pentosan ist, je größer die Verbreitung von Zostera in dem betreffenden Gebiet, daß dagegen kein bestimmtes Verhältnis zwischen der Dichte des Planktons und dem Gehalt der Bodenschicht an organischen Substanzen besteht. Da Zostera viel reicher an Pentosan ist als die Planktonorganismen, so folgt aus den Befunden von Boysen Jensen, daß die organischen Substanzen der Bodenschicht hauptsächlich als Zostera-Detritus aufgefaßt werden müssen. In den offenen Gewässern ist der Gehalt der Bodenschicht an Pentosan geringer, und hier liefert wahrscheinlich das Plankton einen nicht unbeträchtlichen Teil der organischen Substanzen des Bodens. Es ist möglich, daß die Exkremente und die zu Boden sinkenden Leichen der Tiere, soweit sie nicht durch den Einfluß von Bakterien zerstört werden, den Boden an Stickstoff anreichern. In den dänischen Gewässern befinden sich auch große Detritus-Mengen in Schwebe, wobei sehr bemerkenswert ist, daß die Masse des schwebenden Detritus unvergleichlich größer ist als diejenige des lebendigen Planktons. Boysen Jensen konnte sich davon überzeugen, indem er das

10) Zit. nach Petersen and Boysen Jensen, l. c.

11) Boysen Jensen, Studies concerning the organic matter of the sea bottom. Report of the Danish Biological Station, XXII, 1914.

durch Filtrieren von Seewasser gewonnene Material mikroskopisch untersuchte. In 10 Litern Seewasser aus dem Limfjord fand Boysen Jensen im Filterrückstand 9,6 bis 73,3 mg, im Durchschnitt über 20 mg Trockensubstanz. Die Menge des Planktons darin war sehr gering. Vergleichsweise sei erwähnt, daß der größte Planktonfang, der „Netzplankton"-Fang von Lohmann vor Laboe, 4,6 mg Trockensubstanz in 10 Litern betrug.

Alle Autoren, die den Inhalt des Verdauungskanals von Wassertieren untersucht haben, konnten feststellen, daß die Menge der organischen Substanzen, die man jeweils in Form von Resten von Organismen finden kann, sehr gering ist. Manche Autoren haben auch hervorgehoben, daß man im Verdauungskanal von Wassertieren Detritus-Massen findet. Petersen und Blegvad haben nun eine systematische Untersuchung der Frage vorgenommen, welch eine Rolle der Detritus als Nahrung bei den Wirbellosen der dänischen Gewässer spielt. Sie haben eine Reihe von Beobachtungen über die Ernährungssitten der Wirbellosen im Aquarium angestellt und sie haben den Mageninhalt einer sehr großen Zahl frisch gefangener Tiere untersucht. Petersen[12]) hat bei *Abra alba* im Aquarium die Aufnahme von Boden-Detritus durch das Siphon direkt beobachten können. Er konnte sogar feststellen, daß *Abra* die Bodenteilchen sortiert und nur einen Teil zurückbehält. Petersen hielt *Asterias*, *Ophioglypha albida* und *Buccinum*, *Fusus*, *Littorina littorea*, *Abra alba*, *Mytilus edulis*, Gammariden und andere Arten mehrere Monate lang in einem Aquarium, das er mit Wasser und Detritus vom Boden aus dem Großen Belt beschickte. Das Wasser wurde nicht erneuert, sondern nur durchlüftet. Über drei Monate lang blieb das Wasser klar. Von Planktonorganismen waren nur Bakterien vorhanden. Alle Tiere gediehen in diesem Aquarium ausgezeichnet. *Abra* war sehr gewachsen.

Eine sehr große Anzahl wirbelloser Arten der dänischen Gewässer hat Blegvad[13]) auf ihren Mageninhalt untersucht. Er teilt die wirbellosen Tiere mit Bezug auf ihre Ernährung in drei Gruppen ein: in pflanzenfressende, in detritusfressende und in fleischfressende, wobei viele Arten eine Mittelstellung einnehmen, indem sie außer Detritus frische Pflanzen oder Tiere fressen. Man findet allerdings auch bei den reinen Detritus-Fressern beinahe stets einige Planktonorganismen im Verdauungskanal. Aber es handelt sich um sehr geringe Mengen, die nur einen kleinen Teil des gesamten Darminhalts ausmachen. Mit Bezug auf alle Einzelheiten muß auf die

12) Petersen and Boysen Jensen, l. c.

13) Blegvad, Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Report of the Danish Biological Station, XXII, 1914.

Arbeit von Blegvad verwiesen werden. Blegvad kommt zum Schluß, daß der Detritus den wichtigsten Teil der Nahrung beinahe aller Wirbellosen des Meeresbodens der dänischen Gewässer darstellt. An zweiter Stelle steht die pflanzliche Nahrung in Form frischer Benthos-Pflanzen. Die Bedeutung des lebendigen Phytoplanktons für die Ernährung ist minimal; es kommt jedoch als Nahrung für die Plankton-Copepoden in Betracht. Die Beobachtungen von Blegvad an Tieren im Aquarium, so an *Macoma calcarea*, haben ergeben, daß die Tiere die Siphone, in der Art wie es der Elefant mit dem Rüssel tut, hin und her bewegen und mit Hilfe der Siphone Partikelchen vom Boden aufgreifen. Die Siphone graben sich in den weichen Boden ein.

Von Interesse ist für die Behandlung des Problems noch folgender Befund von Blegvad an *Ophioglypha*-Arten. Man findet diese Tiere sehr häufig mit Überresten von kleinen Mollusken oder Krebsen im Magen. Untersucht man jedoch eine größere Anzahl von Exemplaren, so überzeugt man sich stets, daß bei einer verhältnismäßig großen Zahl von Tieren der Verdauungskanal völlig leer ist. Nach Blegvad kann dieser Befund als ein gutes Zeichen dafür aufgefaßt werden, daß die betreffende Art von Raub lebt. Die Tiere sind Gelegenheitsfresser, ein Moment, das bei der Diskussion des Problems der Ernährung der Wassertiere nicht unberücksichtigt gelassen werden darf[14]). Das gilt nach Blegvad in gleicher Weise für Planarien, Nemertinen und Pantopoden, die man sehr häufig mit völlig leerem Verdauungskanal antreffen kann. Blegvad hält es jedoch für möglich, daß manche kleineren detritusfressenden Formen neben dem Detritus auch die im Wasser gelösten organischen Verbindungen verwerten können.

Die Untersuchungen von Petersen und seinen Mitarbeitern machen es nach alledem sehr wahrscheinlich, daß wohl die Mehrzahl der Wirbellosen in den dänischen Gewässern Detritus-Fresser sind, sei es daß sie den Detritus vom Meeresboden aufnehmen oder ihn aus dem Wasser gewinnen. Dieser Detritus stammt, wie wir oben gesehen haben, namentlich von den benthonischen Pflanzen dieses Gebietes her.

Blegvad[15]) hat auch die Frage über die Ernährung der Fische in den dänischen Gewässern sehr eingehend untersucht. Es sind untersucht worden: der Nyborg-Fjord, der als ein typischer Vertreter zahlreicher dänischer Fjorde zu betrachten ist, der Limfjord, der Kattegat, nördliche Teile des Belt und zum Teil die Ostsee.

14) Vgl. hierzu Lipschütz, Zur Allgemeinen Physiologie des Hungers. Braunschweig 1915, Kap. IV.

15) Blegvad, On the food of fishes in the Danish waters within the Skaw. Report of the Danish Biological Station, XXIV, 1916.

Auch hier soll nicht im Einzelnen auf die zahlreichen neuen und wertvollen Befunde von Blegvad eingegangen werden. Die wichtigsten Momente sind, daß man im Magen aller untersuchten Arten, wie *Gadus*, Aal, *Zoarces*, *Cottus scorpius* und der kleinen Fische der Küstengebiete (*Gobiidae*, *Labridae*, *Spinachia*, *Gasterosteus* und *Syngnathidae*), große Mengen von Organismen findet, die ihrem Gewichte nach im Durchschnitt für die einzelnen Arten der Fische $^1/_{24}$ bis $^1/_{45}$, im großen Durchschnitt etwa $^1/_{30}$, vom Gewicht der Tiere ausmachen. Die aufgezählten Arten sind ausschließlich Fleischfresser, Räuber. In der Regel frißt jede Art nur bestimmte Arten, sie wählt und jagt sie. Eine ganze Reihe von Wirbellosen, die in den dänischen Gewässern sehr verbreitet sind, werden von den Fischen überhaupt nicht oder nur sehr selten gefressen, so *Mytilus edulis*, *Mya*, *Arenicola marina*, *Asterias rubens*, *Littorina littorea*; Hydroiden, Bryozoen und Actinozoen werden sehr wenig gefressen. Die größeren Arten unter den Fischen nähren sich von kleineren Fischen, Krustaceen und Echinodermen, Polychaeten, Lamellibranchiern, Gastropoden. Wie verschieden auch die Nahrung der erwachsenen Tiere bei den einzelnen Arten sein mag, die Jugendstadien leben stets von derselben Nahrung und zwar von pelagischen Copepoden, manchmal auch von Cladoceren oder von Larven pelagischer Gastropoden und Lamellibranchier. Die kleineren Arten unter den Fischen, die in den Fjorden und an den Küsten leben, ernähren sich vor allem von Krustaceen. Aber auch kleinere Mollusken, Polychaeten, Insektenlarven dienen ihnen als Nahrung. Auch manche kleinen Fische suchen und jagen ihre Beute. Viele Arten jagen nur zu bestimmten Tagesstunden. Die meisten kleinen Fische findet man am Morgen mit leerem Magen, sie fressen also nur bei Tage. Andere jagen nur bei Nacht, wie der Aal, andere bei Tag und bei Nacht, wie *Gadus callarias*. Aus Untersuchungen, die zu verschiedenen Tagesstunden vorgenommen wurden, hat sich ergeben, daß z. B. bei *Gobius Ruthensparri* die Nahrung innerhalb sechs Stunden den ganzen Darmkanal passiert. Die Tatsache, daß man die Fische zuweilen mit leerem Magen findet, besagt also noch keineswegs, daß die geformte Nahrung eine geringe Rolle bei diesen Tieren spielt. Blegvad hat festgestellt, daß im Winter geringere Mengen von Nahrung im Magen und im Darme der Fische gefunden werden als im Sommer. Aber auch unabhängig von der Jahreszeit findet man Fische mit völlig leerem Magen. Auch die Fische, soweit sie Räuber sind, sind somit Gelegenheitsfresser, die unregelmäßig große Nahrungsmengen aufnehmen. In zwei Fällen von *Cottus scorpius* machte der Inhalt des Magens beinahe ein Drittel vom Gewicht des Tieres (ohne Magen-

16) Petersen and Boysen Jensen, l. c. Vgl. S. 70—72.

inhalt) aus. In anderen Fällen (*Gadus callarias*) betrug der Mageninhalt $^1/_7$, $^1/_8$ und $^1/_{10}$ vom Tiergewicht.

Es fragt sich nun, ob die Beobachtungen, die in den kleineren und flacheren dänischen Gewässern erhoben wurden, sich auf die Verhältnisse im offenen Meere übertragen lassen. Petersen[16]) hat diese Frage diskutiert. Er weist darauf hin, daß im offenen Meere, wie die schon erwähnten Untersuchungen von Boysen Jensen es wahrscheinlich gemacht haben, das tierische Leben mehr auf den Produzenten des Planktons, auf den Planktonalgen beruhen muß als auf dem Detritus, dessen Bildner ja vor allem die Benthos-Pflanzen sind. Dementsprechend ist die Tiefsee in größerer Entfernung vom Lande, nach einem Ausspruch von Murray, wie eine Wüste gegenüber den Küstengebieten der See mit ihrem wimmelnden Leben. Die geringere Menge des Lebens in der Tiefsee im Vergleich zu den Gebieten an der Küste würde also für die Bedeutung des Detritus als einer Nahrungsquelle auch im offenen Meere sprechen. Petersen hält es übrigens für möglich, daß aus den zahlreichen felsigen Küstengebieten Englands und Schottlands und den Fjorden Norwegens, die eine nicht unbedeutende Vegetation haben, beträchtliche Mengen von Detritus auch ins offene Meer gelangen.

Auch Murray schreibt dem zu Boden sinkenden und auf dem Meeresboden lagernden organischen Detritus eine bedeutungsvolle Rolle als Nahrungsquelle zu. Auch ist er der Meinung, daß die Flüsse Nährstoffe für die detritusfressenden Meerestiere in das Meer tragen[17]). Man muß auch in Betracht ziehen, daß die Temperatur im offenen Meere schon bei etwa 1000 m Tiefe wenige Grad über Null beträgt, wodurch der Nahrungsbedarf der Meerestiere natürlich ganz außerordentlich herabgedrückt wird. Murray weist auch auf den sogenannten „artificial bottom" hin, der sich in einer Tiefe von 400—500 Faden befindet und entsteht, indem der Fall der zu Boden sinkenden Detritusmassen infolge der veränderten physikalischen Bedingungen hier verlangsamt werden muß. In dieser Tiefe findet wahrscheinlich eine Anreicherung des Wassers an organischem Detritus statt, so daß nach Murray hier eine reiche Weide für die Meerestiere vorhanden sein könnte.

Die Tatsache, daß man die pelagischen Fische, wie *Clupea harengus*, *Clupea sprattus*, *Scomber scomber* und *Belone vulgaris* in den dänischen Gewässern sehr häufig mit völlig leeren Mägen findet, erlaubt ebensowenig einen allgemeinen Schluß auf die Art ihrer Ernährung wie die entsprechenden Befunde an anderen Fischen.

Nach alledem muß jedenfalls mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß der Detritus auch für die Wirbellosen des Meeres,

17) Murray, The ocean. A general account of the science of the sea. London, Williams and Norgate. Vgl. S. 134, 175 u. 177.

namentlich auf dem Meeresboden, eine Nahrungsquelle darstellt, wobei die dem Detritus zukommende Rolle an dem einen Orte mehr, an dem anderen weniger ins Gewicht fallen könnte. Die Wirbellosen wieder dienen den Fischen als Nahrung.

III.

Betrachten wir nun im Lichte der neuen Befunde von Petersen und seinen Mitarbeitern das von Pütter aufgeworfene Problem!

Pütter glaubte auf Grund seiner Berechnungen annehmen zu können, daß das Wasservolum, das die Tiere von Planktonorganismen säubern müßten, um ihren Bedarf an Nährstoffen zu decken, ungeheuer groß sei, daß darum die Planktonorganismen unmöglich die alleinige Quelle der Nahrung für die Tiere des Meeres sein können, und daß die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer eine bedeutungsvolle Rolle als Nahrung für die Wassertiere spielen müssen. Wir wissen jetzt, daß außer dem lebendigen Plankton in vielen Gewässern auch totes Detritus-Material in Schwebe gehalten wird, und daß auf dem Boden der Gewässer eine Schicht von organischem Detritus vorhanden ist, der, nach den Befunden im Verdauungskanal zu urteilen, eine Rolle als Nahrung für die Wirbellosen spielt. Wenn also die Menge der Planktonorganismen in vielen Gewässern dem Bedarf der Planktonkonsumenten nicht entspricht, so dürfen wir aus diesem Verhältnis jetzt in keinem Falle ohne weiteres auf eine Ausnutzung von gelösten organischen Verbindungen schließen. Wir müssen vielmehr stets mit der Möglichkeit rechnen, daß der Detritus, aus Benthos-Pflanzen, Tierleichen und Exkrementen entstehend, eine Quelle der Nahrung für die Wirbellosen darstellt.

Was insbesondere die Fische betrifft, so gestatten es die Befunde von Blegvad, die Frage nach den Quellen ihrer Nahrung auch nach der quantitativen Seite zu behandeln. Im großen Durchschnitt aller untersuchten Individuen, deren Zahl mehrere tausend betrug, fand Blegvad, wie schon erwähnt, im Verdauungskanal der Fische etwa $^1/_{30}$ ihres Gewichts in Form von Organismen vor. Für *Gobius Ruthensparri* hat Blegvad es wahrscheinlich gemacht, daß die Nahrung innerhalb sechs Stunden den ganzen Verdauungskanal passiert. Aber trotzdem findet man den Verdauungskanal von *Gobius* mit Ausnahme von sechs Nachtstunden stets mehr oder weniger gefüllt. Nach Blegvad[18]) wäre daraus zu schließen, daß *Gobius* in 24 Stunden eine Nahrungsmenge verzehrt, die das Dreifache von dem beträgt, was der gefüllte Magendarmkanal enthält. Wenn wir dieses Ergebnis auf alle untersuchten Arten über-

18) Blegvad, l. c. XXIV, 1916. Vgl. S. 48.

tragen, so würde das heißen, daß die Fische täglich eine Nahrungsmenge aufnehmen, die etwa $^1/_{10}$ von ihrem Gewicht ausmacht. Berücksichtigt man nun die Zahlen für den Sauerstoffverbrauch der Fische, die Pütter[19]) bei *Gobius paganellus* ermittelt hat, so ergibt sich, daß bei einer Nahrungsaufnahme von $^1/_{10}$ vom Gewicht pro Tag ein sehr beträchtlicher Anteil für den Ansatz übrig bleiben müßte. Bei einem *Gobius* von etwa 8 cm Länge und etwa 9 g Gewicht fand Pütter einen Sauerstoffverbrauch von etwa 2 mg pro Stunde am Tage, an dem das Tier gefangen wurde. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Wert höher ist, als dem wirklichen Verbrauch entspricht. Rechnen wir mit einem Verbrauch von 2 mg pro Stunde, so hatte das Tier einen täglichen Verbrauch von etwa 48 mg Sauerstoff. Die „Sauerstoffkapazität" eines solchen Tieres, d. h. die Menge des Sauerstoffs, die nötig wäre, um alle organische Substanz des Tierkörpers zu verbrennen, berechnet Pütter mit etwa 2800 mg. Die Menge der organischen Substanzen, zu deren Verbrennung etwa 48 mg nötig waren, machten also höchstens **1.7** % der brennbaren organischen Verbindungen des Tierkörpers bei einer Temperatur von 23° aus. Bei 24 kleinen Moorkarpfen, deren durchschnittliche Länge etwa 4 cm und deren durchschnittliches Gewicht etwa 1 g betrug, fand ich[20]) einen stündlichen Sauerstoffverbrauch von etwa 0,17 mg pro Tier und Stunde oder etwa 4 mg Sauerstoff pro Tag bei 15°. Die 24 Tiere, deren Sauerstoffkapazität zusammen mit etwa 5700 mg berechnet wurde, verbrauchten pro Tag ca. 96 mg Sauerstoff. Sie verbrannten also pro Tag etwa **1,6** % ihres Bestandes an organischen Substanzen. Vergleicht man nun mit diesen Zahlen, die einen täglichen Verbrauch von etwa 1,7 % vom Gewicht anzeigen, mit den Befunden von Blegvad, nach denen eine Nahrungsaufnahme von **10** % vom Gewicht des Tieres anzunehmen wäre, so ist der Schluß wohl berechtigt, daß ein sehr beträchtlicher Teil der aufgenommenen geformten Nahrung für den Anbau von organischen Stoffen zur Verfügung stehen kann.

Auch bei einigen Arten, bei denen nach älteren Angaben keine nennenswerten Mengen geformter Nahrung im Verdauungskanal nachgewiesen werden konnten[21]), fand Blegvad beträchtliche Mengen geformter Nahrung. So betrug der Mageninhalt

19) Pütter, Die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. IX, 1909. Vgl. Tab. XVI bis XIX.

20) Lipschütz, Zur Frage über die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910. Tab. 14—21 des Anhangs.

21) Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909. Vgl. S. 78.

bei *Gobius Ruthensparri*	$^1/_{39}$	des Tiergewichtes	(namentlich Crustaceen)
„ *Gasterosteus pungitus*	$^1/_{46}$	„ „	„ „
„ *Syngnathus typhle*	$^1/_{30}$	„ „	(namentlich andere Fische und Crustaceen).

Auch die Tatsache, daß bei Fischen der Magendarmkanal häufig leer gefunden wird, kann, wie oben schon erwähnt, nicht als ein unbedingt giltiger Hinweis in der Richtung betrachtet werden, daß die betreffende Art keine geformte Nahrung, oder diese nur in unbedeutenden Mengen, aufnehme. Aus den Untersuchungen von Blegvad ergibt sich, wie schon mehrfach hervorgehoben, mit aller Sicherheit, daß auch viele Fische zu den Gelegenheitsfressern gehören.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungen von Petersen und seinen Mitarbeitern haben es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Wirbellosen in den dänischen Gewässern vom organischen Detritus leben, der von den Pflanzen des Benthos, zum Teil vom Phytoplankton stammt, und daß die Fische sich von den Wirbellosen, z. T. von kleineren Fischarten ernähren.

Die Vermutung, daß sowohl die Wirbellosen der Gewässer als die Fische zum Teil Gelegenheitsfresser sind, erfährt durch die Untersuchungen von Blegvad neue Stützen.

Die Befunde von geformter Nahrung im Verdauungskanal der Fische waren im Durchschnitt so groß, daß sie über die Anforderungen des Betriebsstoffwechsels, wie sie aus den Atmungsversuchen von Pütter und Lipschütz zu erschließen sind, weit hinauszugehen scheinen.

Die neuen Befunde enthalten somit keine Momente, die im Sinne der Pütter'schen Theorie von der Verwertung gelöster organischer Verbindungen sprächen. Sie weisen vielmehr auf die Möglichkeit hin, daß die Planktonorganismen nicht die einzige Quelle geformter Nahrung darstellen, und daß darum aus einem Mißverhältnis zwischen dem Nahrungsbedarf der Wassertiere und den ihnen im Meerwasser zur Verfügung stehenden Planktonmengen nicht ohne weiteres auf eine Verwertung der im Wasser gelösten organischen Verbindungen geschlossen werden darf.

Zur Ameisenpsychologie.

Eine kritische Erörterung über die Grundlagen der Tierpsychologie.

Von Privatdozent Dr. Hans Henning, Frankfurt a. M.

Wie das erste Erfordernis einer Tierphysiologie, einer Tiergeographie oder einer Tierchemie unbedingt in der Beherrschung der Physiologie, der Geographie oder der organischen Chemie besteht, so sollten dem Tierpsychologen die Tatsachen der experimentellen Psychologie nicht fremd sein. Freilich gibt es immer noch Tierpsychologen, die tierpsychologisch arbeiten, ohne tiefer in die wissenschaftliche Psychologie eingedrungen zu sein.

Zunächst begegnen wir einem Anthropomorphismus: man unterlegt den beobachteten tierischen Handlungen einfach seelische Vorgänge nach Art der eigenen menschlichen, welch letztere ebenfalls nicht wissenschaftlich analysiert werden. So setzt man etwa mit Forel und anderen voraus, die Ameisen denken logisch, lieben und hassen, fühlen sozial, ja sozialer als wir, oder Insekten sehen die Welt farbig und geformt gleich uns. Die Entwicklungslinie des Bewußtseins durch die Tierreihe hindurch wird dabei natürlich gänzlich verzerrt und die neurologische Stufenfolge einfach übersehen. Eine Übersetzung der Anthropomorphismen in besondere Fachworte macht den Fehler nicht wieder gut.

Eine weitere Richtung weicht der experimentellen Psychologie aus, indem sie den niederen und mittleren Tieren überhaupt jedes Bewußtsein abspricht. Allein auf der einen Seite sind die Gehirnvorgänge am Lebenden rein physiologisch kaum zu fassen, auf der andern Seite wird die physiologische „Reflexkette“ durch zahllose Regelwidrigkeiten durchkreuzt, die sich gerade als psychologische Gesetzmäßigkeiten erweisen.

Etwas weiter geht die Annahme: das primitivste tierische Bewußtsein kennt nur Empfindungen; je höher wir in der Tierreihe steigen, desto verwickelter gestaltet sich das Bewußtseinsleben aus. Auch dieser Standpunkt, der sich an einem unkritischen Empfindungsbegriff orientiert, übergeht wesentliche Grundtatsachen der Psychologie.

1. Die neueren Experimente sicherten vielmehr — im Einklange mit der Psychologie des Kindes, des Erwachsenen und des Primitiven —, daß das niederste tierische Bewußtsein mit einem dämmerhaften, wenig gegliederten Bewußtseinskomplex anhebt; die verschiedenen Komponenten schmelzen zu einem diffusen Gesamtzustand zusammen. Je höher sich die tierische Organisation erhebt, desto klarer bewußt und desto gegliederter wird ihr Bewußtseinskomplex. Noch der gebildete Europäer — um so mehr der ungebildete — zeigt kein ganz scharf gegliedertes Bewußtsein: ungeschieden durchflechten sich die mannigfaltigsten Vorstellungselemente; Organempfindungen, Gefühle, Stimmungen u. a. ergießen

sich in diesen Komplex. Selbst der geübte Psychologe erreicht mit den heutigen Mitteln der Analyse noch nicht überall — so im Gefühlsgebiete — die letzte reinliche Scheidung. Auf jeden Fall vermag der Mensch keine einfachen Empfindungen isoliert zu erleben, geschweige denn das Tier. So entsteht nun in der Tierpsychologie die Frage: wie sieht der Bewußtseinskomplex aus, wie weit ist er gegliedert, bis wohin läßt sich die äußere Gesamtsituation unbeschadet des gleichen Versuchserfolges verändern, was am Komplexe ist für das Tier das Wesentliche?

Natürlich steht und fällt die experimentelle Psychologie nicht mit der Selbstbeobachtung; wie dürfte sie sich auf die Selbstbeobachtung von Kindern, Geisteskranken und Primitiven stützen! Besitzt sie doch auch objektive Methoden. Allein sie ist in tierpsychologischen Fragen nicht einmal auf die Annahme eines tierischen Bewußtseins angewiesen. Indem sie ihre Analyse zugleich auf die Scheidung der peripheren von den zentralen Faktoren und deren genaue Sonderung anlegt, erreicht sie Ergebnisse, die ebenso den Anhänger wie den Gegner der Tierseele binden. Jedes Sinneserlebnis besitzt sowohl periphere (d. h. durch Reizung der peripheren Sinnesorgane ausgelöste) Erlebnisteile, als auch zentrale (d. h. ohne äußere Reizeinwirkung auf die Sinnesorgane lediglich in zentralen Gehirnregionen ausgelöste); die ersteren entsprechen dem Erlebnis der Reizkomponente (Empfindungsbestandteil der Wahrnehmung), die letzteren dem Erlebnis der Residualkomponente (Auffassung oder Erkennung, Assimilation, Apperzeption, Assoziation, Erfahrung). Die Beteiligung zentraler Erfahrungsfaktoren an unseren Sinneserlebnissen steht heute im Vordergrunde des experimentellen Interesses; ihre Erforschung fordert mit Recht die laufende Preisaufgabe der preußischen Akademie der Wissenschaften.

Bestimmte zentrale Faktoren, die wir summarisch „Sinneserfahrung“ nennen dürfen, gestalten nun jedes Sinneserlebnis derart um, daß das Erlebnis nicht mehr dem äußeren Reiz entspricht. Somit darf die Psychologie nicht mehr allein auf dem Reiz aufbauen, sondern eben auf psychologischen Begriffen. Die Gesichtswahrnehmung entspricht z. B. weder der physikalischen Strahlung des erblickten Gegenstandes, noch läuft sie der peripheren physiologischen Erregung parallel. Das ist natürlich der Tod einer jeden Tierpsychologie ohne psychologische Grundlage sowie der rein physiologischen Betrachtung. Da Ewald Hering diese Tatsachen schon 1879 in die Psychologie und Augenheilkunde einführte, und da diese Faktoren seither energisch weiter erforscht wurden, sollten allmählich Außenstehende, die über dererlei arbeiten, von diesen Grundtatsachen Kenntnis nehmen.

Wählen wir für all das ein Beispiel aus Hering's neueren Ausführungen (in Gräfe-Sämisch's Handbuch der Augenheilkunde): in der Sonne liegt ein Stück Kohle, daneben im Schatten ein Stück Kreide. Die sehr viel Licht ins Auge sendende Kohle erscheint uns schwarz, die wenig Licht aussendende Kreide aber weiß. Das Erlebnis spricht also der Physik der Strahlung Hohn: es müßte

umgekehrt die lichtstarke Kohle hellgrau und die lichtschwache Kreide dunkelgrau erscheinen: dasselbe verlangt die physiologische Netzhauterregung. Weshalb widerspricht unser Erlebnis der Natur der Reizung? Weshalb sehen wir die Kohle und die Kreide so, wie wir sie unter „normaler" Beleuchtung bisher zu sehen gewohnt waren? Bestimmte rein zentrale Faktoren, die durch Vorleben und Erfahrung bedingt sind, gestalten das Erlebnis so um, daß es nicht mehr der physikalischen und physiologischen Strahlenwirkung entspricht. Mit physikalischen und physiologischen Begriffen läßt sich deshalb das Verhalten der Tiere, sofern sie diese Erscheinung auch zeigen, nicht erklären, sondern nur mit rein psychologischen.

Diese speziellen zentralen Faktoren sprechen, wie sich experimentell zeigte, nur an, wo es sich um Oberflächenfarben handelt, und wo uns der Überblick über die Beleuchtung und Lokalisation der Gegenstände gewahrt bleibt. Die zentralen Erfahrungsfaktoren beziehen sich sonach auf die Oberflächenfarbe sowie auf die Berücksichtigung der Beleuchtung und der Lokalisation. Schalten wir sie einmal aus! Wir nehmen einen durchlochten Schirm („Reduktionsschirm") vor unser Auge, so daß wir wohl die Gegenstände noch sehen, aber nur als Flächenfarben, und wobei uns zugleich der Überblick über die Beleuchtung und die Lokalisation durch den Schirm genommen ist. Kohle und Kreide sehen wir jetzt nicht mehr wie im Alltag durch die Brille unserer „Gedächtnisfarben", sondern nun erscheint die Kohle hellgrau und die Kreide dunkelgrau, wie es die Physik der Strahlungen und die physiologische Netzhauterregung fordert. Durch Bedingungen, die im Alltag nicht vorkommen, haben wir damit die zentralen Erfahrungsfaktoren von den übrigen Erlebnisteilen gesondert. (Unter Oberflächenfarben versteht man die beleuchtete, farbige Oberfläche scharf lokalisierter Gegenstände der Außenwelt, die eine Struktur zeigen wie Holz, Papier, Tuch u. s. f.; die Flächenfarbe ist eine ganz andersartige Erscheinungsform der Farben, wie jeder sie vom Himmel, dem Regenbogen, dem Spektralband im Spektralapparat kennt. Näheres Ergänzungsband 7 der Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane.)

Der Nachweis nun, daß Affen und Hühner ebenfalls „Gedächtnisfarben" besitzen wie wir, also solche umgestaltenden Faktoren bei optischer Reizung, besagt nicht nur, daß diese Tiere etwa zwei gleich große mittelgraue Papiere, deren eines etwas weißlicher als das andere ist, auch richtig wiedererkennen, sofern wir das weißlichere Papier so verdunkeln und gleichzeitig das schwärzlichere so aufhellen, daß nun die physikalischen Strahlungsverhältnisse und die physiologischen Netzhauterregungen gegen vorher übers Kreuz vertauscht sind. Sondern wir wissen auch, daß bei den tierischen Reaktionen bestimmte zentrale Vorgänge mitsprechen, die von der Oberflächenfarbe, dem Überblicke über die Beleuchtung und Lokalisation des Gegenstandes abhängen, wonach bei diesen Tieren keine Korrespondenz zwischen Reiz und Erlebnis besteht. Ob

man jetzt diesen Faktoren, die ohne experimentelle Psychologie niemals aufzufinden gewesen wären, und der ganzen tierischen Reaktion ein Bewußtsein parallel laufen läßt oder immer noch die Tierseele leugnet: die Wirksamkeit solcher zentraler, nicht aus der gegenwärtigen Reizung stammender Vorgänge ist auf alle Fälle erwiesen. So weiterbauend sehen wir schließlich, welcherlei Großhirnprozesse beim Tiere mitwirken, und rasch ist ein Punkt erreicht, an dem sich angesichts der aufgedeckten Prozesse der Streit um die Tierseele von selber löst.

Das Wichtige ist also: aus der physikalischen Natur der Reize und aus der physiologischen Erregung im Sinnesorgan ist das tierische Verhalten nicht restlos erklärbar, eben weil zentrale Faktoren die Reiz- und Erregungswirkung umändern. Und diese Umgestaltung über die Reizung hinaus ist auch für den Leugner des tierischen Bewußtseins nur mit experimentalpsychologischen Mitteln erforschbar. Seine Erklärung — stellen wir uns einmal auf seinen Standpunkt — muß in die physiologische Reflexkette diese zentralen Faktoren einschalten, zum mindesten in der Form von physiologischen Großhirnprozessen, die mit dem gegenwärtigen Reize nichts zu tun haben; diese sind physiologisch nicht verständlich, werden aber durch die Annahme eines parallel laufenden Bewußtseins sofort als Sinneserfahrung begreiflich. Auch stimmt die Arithmetik der psychologischen Gedächtnisgesetze hierzu. So lange Bewußtseinsakte am Lebenden nicht physiologisch direkt zu fassen sind, bleibt man auf psychologische Analysen angewiesen. Sonach läßt sich die tierische Reaktion sogar bei der allereinfachsten optischen Anordnung nicht mehr ohne experimentelle Psychologie erforschen, ganz zu schweigen von komplizierteren Reaktionen.

Heute ist die Existenz des tierischen Bewußtseins zum mindesten für die höheren Tiere empirisch so gesichert, daß eine Skepsis nur durch Aufzeigen neuer Gründe berechtigt wäre.

2. Diese Stellungnahme hat neuerdings R. Brun[1]) ohne Beanspruchung der Psychologie bestritten, und zwar hielt er sich an mein Handbuch des Geruches[2]), eine Zusammenfassung aller fremder und eigener Untersuchungen über den Geruch des Menschen und der Tiere, der als Anhang auch eine experimentelle Studie an Ameisen mit künstlich angelegten Geruchsspuren u. s. w. beigegeben ist.

Zunächst schreibt Brun mir zu, „auf dem Ödlande Bethe'scher Reflexphysiologie nach neuen Lorbeeren zu grasen" und bezeichnet mich als Anhänger Bethe's. Er hat mein Buch wohl mit irgend einer anderen Veröffentlichung verwechselt, denn ich trete in meinem Buche ja Bethe ausdrücklich überall entgegen (S. 438, 464)

1) Dr. med. Rud. Brun, Die moderne Ameisenpsychologie — ein anthropomorphistischer Irrtum? Erwiderung auf H. Henning's Ausführungen über die Geruchsreaktion der Ameisen in seiner Monographie „Der Geruch". Biolog. Zentralbl. Nr. 37 (7), S. 357—372, 1917.

2) Hans Henning, Der Geruch. Leipzig 1916. Johann Ambrosius Barth.

und stimme ihm nirgends zu, und ich weise die ganze reflexphysiologische Deutung zurück (S. 438 ff., 494 ff.). Weiter bekämpft Brun mich mit kränkenden persönlichen Angriffen, weil ich angeblich das tierische Bewußtsein leugne. Auch hier scheint Brun mein Buch mit einem anderen Werke verwechselt zu haben, denn ich schreibe ja den Tieren auf jeder Seite ausdrücklich ein Bewußtsein zu (S. 407—496), und speziell für die Ameisen — die Brun allein berücksichtigt —, gelange ich zu dem Endergebnis, daß „psychische Komplexe" vorhanden sind (S. 495). Damit fällt Brun's ganze Polemik gegen mich schon hin. Ehe er eine solche Flut geringschätziger und verletzender polemischer Worte gegen mich schreibt, hätte er vorher lesen müssen, was ich schreibe.

Ein Mißverständnis war aber ausgeschlossen, weil ich mich nicht nur an die Terminologie hielt, wie sie in den psychologischen Lehrbüchern, Zeitschriften und Vorlesungen seit Fechner, Helmholtz, Hering, Wundt, G. E. Müller und bei allen heutigen Psychologen üblich ist, sondern weil ich im Interesse eines weiteren Leserkreises die psychologischen Grundbegriffe in das Buch hereinzog und erklärte. Brun wäre also durch die Lektüre des ganzen Buches im Bilde gewesen. Seine Entgegnung zeigt, daß er nur den Anhang 2 über die Ameisen las. Nun verstehe ich sehr wohl, daß ein Nichtpsychologe die Psychologie des menschlichen Geruches überschlägt; aber wenn er die psychologischen Ausdrücke nicht verstand, so hätte er etwas zurückblättern müssen. Vor allem aber durfte er nicht lediglich einen Anhang berücksichtigen, wo das Buch einen besonderen tierpsychologischen Abschnitt enthält, der nach Tierklassen geordnet alle bisherigen Versuche meldet. Immerhin, der Anhang über die Ameisen schreibt den Tieren ausdrücklich Bewußtsein zu, vor allem ist der Ausdruck „psychisch" selbst für einen Nichtpsychologen unmißverständlich.

Das ist der Hauptpunkt der Diskussion. Es bleibt also Brun nun nichts anderes übrig, als entweder nachzuweisen, wieso „psychisch" nicht „psychisch" ist, und das wird ihm schwerlich gelingen, oder die Flut der herabsetzenden und verletzenden Kränkungen meiner Person zurückzunehmen. Ich vergelte ihm nicht mit gleicher Münze, weil ich ausdrücklich den Tieren Bewußtsein zuschreibe, wie jeder in meinem Buche nachlesen kann, so daß die unschönen polemischen Ausdrücke von selbst auf Brun zurückfallen.

3. Er bringt nun im einzelnen mancherlei vor, was im sachlichen Interesse nicht übergangen werden kann. Zunächst erhalte ich den Vorwurf, in meiner Monographie die unumgänglichen Arbeiten von Cornetz und eine Veröffentlichung von Brun verschwiegen zu haben. Nun einmal scheint die Arbeit von Cornetz nicht so unumgänglich zu sein, denn Brun selbst urteilt über die „erkenntnistheoretisch (sic) unhaltbare Theorie von Cornetz": „meines Erachtens sind indessen die Gegengründe, die Cornetz bis heute vorgebracht hat, bei näherem Zusehen keineswegs stichhaltig", wobei der Ausdruck „bis heute" ein Jahr nach meinem Buch geschrieben ist. Wie reimt sich das? Zweitens komme ich

in meinem Buche auf die Arbeiten von Cornetz ausdrücklich zu sprechen (S. 466), was Brun übersehen hat. Wie reimt sich dies? Dann ist nach meinem Buche eine Arbeit von Cornetz und ein Artikel von Brun erschienen, aber auch die stießen auf herbe Kritiken. Hätte Brun einen der letzten Bände der führenden Zeitschrift für Psychologie (und Physiologie der Sinnesorgane) einmal in die Hand genommen, so wäre er dort über seine Mißverständnisse hinsichtlich der Erscheinungsdaten der Arbeiten unterrichtet worden. Da ich dies aber im Buche auf der Umseite des Titelblattes und auf Seite 1 erwähnte, hat er nicht einmal diese Ausrede, die führende Zeitschrift nicht eingesehen zu haben. Sein schwerer persönlicher Vorwurf fällt auch hier auf ihn zurück.

Abgesehen davon, daß ich das Wort „psychisch" und ähnliches für die tierischen Reaktionen benutze, habe ich — beim Menschen ebenso wie beim Tiere — auch die Fachausdrücke „peripherer Faktor" und „zentraler Faktor" verwendet. Diese Ausdrücke sind Kapitelüberschriften der Zweiteilung der Sinnespsychologie, auf sie stimmt sich die ganze neuere Forschung der menschlichen Psychologie nicht nur ab, sondern auch zahlreicher Arbeiten zur Tierpsychologie und zur „Behavior"psychologie. Brun scheint die ganze neuere Sinnespsychologie und Sinnesphysiologie ebensowenig wie die neueren tierpsychologischen Arbeiten zu kennen, denn ihm sind diese Verhältnisse unbekannt. Meinen Ausdruck „peripherer Faktor" setzt er in Anführungsstriche, ja er fügt von sich aus zu: „sollte wohl heißen reflektorischer". Andern Worten von mir setzt er — sie ebenso ins Gegenteil kehrend — in seiner Inhaltsangabe meiner Ansichten von sich aus das Wörtchen „physiologisch" voran, wo es „psychologisch" heißt, und führt so den Leser über meinen Text irre. Diese merkwürdige Umtaufe meiner Worte wäre bei genauem Hinsehen auf die gedruckten Lettern meines Buches nicht möglich gewesen. Aber es genügt ihm, um meine Person daraufhin herabzuziehen. Vielleicht hat Brun sich auch an dem Ausdruck „Reaktion" gestoßen, der freilich in der Psychologie unzweideutig ist.

All das muß wohl an der flüchtigen Lektüre liegen. Denn er schreibt weiter, ich vergäße, „daß zahlreiche (Ameisen-)Arten in vielen Fällen überhaupt nicht auf Geruchsspuren gingen". Auch dieser Vorwurf prallt ab, denn Brun übersah meine Worte: „hier berichte ich über Versuche vornehmlich an der roten Waldameise (*Formica rufa* L.); . . . andere Ameisenarten weichen im Verhalten in Einzelheiten ab, was hier ausdrücklich festgestellt sei," woran ich noch ein Beispiel sogar füge. Und zweitens hatte ich besonders eindringlich betont, daß die Ameisen in den gequälten Versuchen in Glaskäfigen natürlich keine Geruchsspuren bilden, weil der ganze Käfig überall nach Ameisensäure riecht. Nicht mir ist also die Literatur fremd, sondern Brun ist das fremd, was ich schrieb.

Dann soll ich Brun's Hauptergebnisse mißverstanden haben; aber Brun übersieht, daß ich gar nicht seine Worte wörtlich fixieren,

sondern meine allgemeine Folgerungen zusammenzufassen angab. Über meine Folgerungen will ich meinen Mann stehen, aber daß ich Brun nicht gelesen hätte, das wird er vergeblich zu zeigen versuchen. Was er mir vorwirft, ist ihm passiert.

Wichtig ist das Folgende: ich hatte Forel darauf hingewiesen, daß das Gestaltserlebnis (rund, eckig u. s. w.) in seinen Beispielen psychologisch kein peripherer, sondern ein zentraler Faktor sei. Daraufhin schreibt Brun, ich leugnete die Existenz von „zentralen assoziativen Vorgängen bei Insekten". Damit zeigt er, daß er Gestaltserlebnis und Assoziation verwechselt, was aber auch gar nichts miteinander zu tun hat. Außerdem leugne ich niemals tierische Assoziationen, beruht doch jede Dressur im Stiften von Assoziationen. Hier hat Brun die ganze Sachlage nicht verstanden. Es handelt sich um folgendes: nach Forel entsteht die Raumwahrnehmung der Ameise aus einer Kombination der im Gehirn aufgespeicherten Bilder. Dagegen wandte ich ein, daß eine Raumwahrnehmung nicht aus Aufspeicherungen im Gehirn entsteht, sondern durch äußere Reize. Sollte die Raumwahrnehmung aus Gehirnaufspeicherungen entstehen, so wären keine Sinnesorgane zur Raumwahrnehmung nötig.

Weiter hatte ich gegen Forel eingewandt, daß die Unterscheidung eines „Nahgeruches" von einem „Ferngeruch" nicht geruchlich erfolgen könne — etwa durch eine mystische Fernakkommodation analog einer Telepathie des Getastes —, sondern nur darauf hin, daß wir die Geruchsquelle nah oder fern sehen, wissen oder erschließen. Die Nase sagt uns nicht, ob ein Duftpartikelchen wenige Zentimeter oder viele Meter zurücklegen mußte, denn die chemischen Riechatome haben keine geruchliche Taxameteruhren in sich. Damit entfällt ein Grundpfeiler der Annahmen von Forel und Brun. Statt einer sachlichen Antwort erwidert Brun mir darauf, ein wie großer Hirnforscher und Psychiater Forel sei. Schön, aber wenn Forel in früheren Jahren bedeutende psychiatrische Arbeiten schrieb, was beweist das in dieser psychologischen Frage? Und es konnte Brun, sofern er die psychologischen Fachorgane liest, doch nicht entgehen, daß Forel's gelegentliche Streifzüge populärer Art durch das Grenzgebiet der Psychologie und Philosophie ihm nicht gerade den Ruf einer psychologischen Autorität einbrachten. Aber ich will Brun mit seinen Mitteln erwidern: bedeutende Mediziner stehen in dieser Frage auf meinem Standpunkt, z. B. Edinger und viele andere, die Brun unschwer in der Literatur finden kann. Die „medizinische" Autorität Forel's entscheidet also die psychologische Sachfrage nicht, zumal Forel unter Nichtachtung der gesicherten medizinischen und psychologischen Tatsachen nur eine Analogie bildmäßig vom Gesichtssinn auf den Geruchssinn übertrug. Ehe Brun daraufhin mich verletzend angreift, muß er schon irgendwie wissenschaftlich werden.

Nun will er mir zugeben, daß die Spur der Ameisen von Ameisensäuregeruch gebildet wird, wie ich ja mit gepinselten

Linien von Ameisensäure fand, und wie ja die menschliche Nase nach einigen Ameisenüberquerungen über Papier, Holz u. s. f. den Ameisensäuregeruch wahrnimmt, während unsere Nase nach Ermüdung für Ameisensäure keine anderen Gerüche an tausendfach begangenen Spuren riecht. Was soll dann aber Brun's Einwand, daneben könne die Ameise noch anderes riechen? Ich hatte dies ja mit Flecken anderer Riechstoffe in der Spur nachgewiesen, was Brun übersah. Natürlich ist dies so, wie auch der Hund auf der Spur der Hündin unterwegs eine tote Maus riecht.

Einen Widerspruch findet Brun im folgenden: ich bestritt in besonderen Versuchen, in denen „alle optischen Unterscheidungsmöglichkeiten" ausgeschaltet waren, daß die Ameisen die Richtung (Polarisation) einer gleichförmigen Spur (vom Neste weg oder zum Neste hin) geruchlich unterscheiden könnten. Dem soll widersprechen, daß ich an anderm Ort sage: bei nicht gleichförmiger Spur — etwa kontinuierlich zunehmender Geruchsstärke, optischen Hilfen usw. — können sie die Richtung richtig finden. Brun übersieht, daß beidemale nicht dieselbe Anordnung, sondern eine ganz verschiedene experimentelle Sachlage vorliegt. Wieder andere Bedingungen, etwa Käfige, die überall riechen, d. h. überall Spur sind, kann er gegen obige Versuchsreihen doch nicht heranziehen, man muß doch die experimentellen Bedingungen im Auge behalten.

Dabei beschuldigt Brun mich eines Plagiates an Piéron. Merkwürdig: ich nannte Piéron ja. Und zweitens merkwürdig: das Plagiat besteht darin, daß ich, wie zahllose Untersucher vor mir, Ameisen von ihrer Spur aufhob und sie an anderer Stelle niedersetzte. Die Beibehaltung einer Versuchsanordnung ist bei mir ein Plagiat, bei Brun aber nicht. Jeder, der mit Stimmgabeln arbeitet, ist sonach ein Plagiator an Helmholtz. Im übrigen müßte Brun erst nachlesen, was die verschiedenen Autoren mit demselben Verfahren im einzelnen prüften, ehe er Vorwürfe erhebt, nun gar solche des Plagiates.

Dazu weiß Brun, es habe in meinen Versuchen eine „virtuelle Lichtorientierung" der Ameisen stattgefunden. Die muß aber sehr virtuell gewesen sein, denn sie war gar nicht da: die Sicht des Himmels war durch dichte Äste verhindert und die Lichtverhältnisse für alle Spurgegenden waren mit optischen Mitteln als gleich erwiesen. Brun zieht aus den ihm im einzelnen unbekannten Verhältnissen und Kautelen — in der psychologischen Wissenschaft läßt man kleine Kapitel nicht durch Angaben aller selbstverständlichen Kautelen zur Lexikondicke anschwellen, aber ich sagte alles hinreichend — einen falschen Schluß und nennt das „beweisen". Darauf läßt sich aber weder etwas Wissenschaftliches aufbauen, noch solche persönlichen Angriffe, wie er sie übt.

Dabei hatte ich gleiche Bäume von gleichem Abstand mit gleichen Einzelheiten gewählt und die Tiere aus Gegenden links von der Kolonie unter den nötigen Kautelen in gleiche Gegenden rechts vom Neste versetzt, wobei für gleiche Geruchsbedingungen gesorgt war. Anstatt die optische Orientierung damit ausge-

schaltet zu haben, so wendet Brun ein, hätte ich die optische Orientierung durch Schaffung gleichsinniger Eindrücke im Gegenteil noch verstärkt. Zunächst übersieht Brun, daß kein lebender Psychologe mehr eine additive Psychologie vertreten darf und vertritt. Was besagt aber sein Einwand? Ich habe zwei gleiche Zimmer und bringe einen Menschen mit verbundenen Augen und entsprechenden Kautelen bei der Überführung in Vexierversuchen bald in dieses Zimmer, bald in jenes Zimmer; nach Brun stärke ich seine Orientierung. Da er aber wie die Ameise sich irrt, ist doch die optische Leistungsfähigkeit als schlecht erwiesen und nicht gestärkt. Wie sollte Letzteres auch beschaffen sein und zustandekommen? Umgekehrt kann in Apparaten (Ameisenzwinger), die überall riechen, keine Geruchsspur aufkommen.

Das gegenseitige Erkennen der Ameisen hatte ich durch Bepinselung der Tiere mit verschiedenartigen Aromatika untersucht. Brun referiert: wenn der künstliche Geruch den Eigengeruch „maskiere", dann werde das bepinselte Tier nicht als Artgenosse erkannt. Hier hat Brun wieder nur flüchtig gelesen: manche Gerüche wirken auch in geringster Konzentration, die den Eigengeruch nicht überdeckt, als feindlich; andere Gerüche wirken in stärkster Konzentration, die den Eigengeruch des Tieres übertönt, überhaupt nicht. Und diese Verhältnisse bezog ich je nach den verwandten Riechstoffen auf die Ordnung der Gerüche zum Geruchsprisma. Da Brun behauptet, das sei nichts Neues, möchte ich ihn darauf weisen, daß die Ordnung der Gerüche zum Geruchsprisma von mir herrührt. Meine Analyse des psychischen Bewußtseinskomplexes übergeht Brun dabei einfach und wirft mir dafür vor, ich leugnete das tierische Bewußtsein. Er hat meinen Text unmöglich genauer gelesen. Das zeigt sich auch an vielen anderen Stellen. Da sagt er immer und immer wieder, dieses und jenes hätte ich nicht berücksichtigt, wo ich doch seitenlang darüber abhandele. All das liegt so zutage, daß ich nicht weiter darauf eingehe. Ich betone nur, daß jeder Einwand Brun's sich bei der Lektüre meines Buches von selbst erledigt.

Ebenso steht es um die Belege gegen mich. Daß die Ameisen freundlich zu Ameisengästen anderer zoologischer Arten sind, soll dagegen sprechen, daß der Ameisensäuregeruch orientierend wirkt. Allein — Wasmann wies schon darauf — die Larven der Ameisengäste und diese selbst riechen noch stärker nach Ameisensäure als die Ameisen selbst, wonach die Gäste vorgezogen werden. Das Verhalten wendet sich erst, wenn man in die Kolonie hineinleuchtet und die ganz anders gestalteten Insekten gesehen werden. Das spricht doch gerade im Sinne meiner Befunde. Ebenso der Einwand, daß die Ameisen in den Finger des Menschen beißen (feindliche Geruchsreaktion), aber am honigbeschmierten Finger lecken (Nahrungsgeruchreaktion).

4. Schließlich habe ich gesagt, daß ich die „Mneme" bei den Ameisen nicht fand. Ich könnte mich mit dem Hinweis begnügen, daß es mir nicht gelang, die Ameisen auf individuelle Erfahrungen

zu dressieren, wie dies etwa bei Flöhen (Flohtheater) möglich ist; sondern wenn die Tiere in einer Situation hundertmal erfolglos waren, dann hatten sie bei der zweihundertsten Wiederholung immer noch nichts gelernt. Dieser vom Volksmund ebenfalls fixierte Befund trat übrigens auch bei allen andern Autoren zutage. Doch will ich die Mneme hier analysieren.

Semon übersetzte einige Grundbegriffe der wissenschaftlichen Psychologie in neue, griechisch abgeleitete Fachworte[3]). Wie dieser in die Übersetzung hinübergenommene Extrakt der Psychologie aussieht, das wird an anderer Stelle zu erörtern sein; bisher hat kein experimenteller Psychologe mit diesen Begriffen zu arbeiten vermocht. Dabei verwendet Semon die Fachausdrücke in einem viel weiteren Sinn, der sowohl die Zoologie als die Botanik und die Psychologie einbezieht. Wir wiesen nun eingangs schon darauf hin, daß die experimentelle Psychologie unbedingt mit rein psychologischen Begriffen arbeiten muß, und daß sie weder aus der Physik, noch aus der Physiologie, noch gar aus der Botanik zu entwickeln ist.

Nach Semon — und Brun folgt seiner Terminologie — bedeutet Mneme (ursprünglich „Gedächtnis") „die Summe der Engramme, die ein Organismus ererbt oder während seines individuellen Lebens erworben hat", wobei Engramm (wörtlich „Eingeschriebenes") besagt, daß der Organismus nach Einwirken und Aufhören eines Reizes verändert ist. Das ist eine Übersetzung der psychologischen Befunde, daß Spuren oder Residuen unserer Erlebnisse im Gedächtnis zurückbleiben, die uns später zum Erkennen, Wiedererkennen und Erinnern verhelfen. Was sagt nun Semon, und was sagt die Psychologie darüber?

Semon sieht einen Vorteil darin, statt einer Zahl von Unbekannten nur eine einzige Unbekannte zu setzen; allein das psychologische Lehrgebäude kann ebensowenig wie eine andere Wissenschaft auf unbekanntem Sockel ruhen. Außerdem weiß die Psychologie ganz genau, was eine Residue ist, während die Mneme tatsächlich eine Unbekannte blieb. Wenn die Mneme nun, sei es mikroskopisch, sei es physikalisch-chemisch aufgefunden würde, so hätte man damit gewiß etwas naturwissenschaftlich Bedeutsames: die organische Seite der Beziehung Leib-Seele wäre in dem Sinne aufgehellt, den Hering in seinem Vortrage über das Gedächtnis andeutete. Indessen soll dieser mnemische Naturvorgang ebenso für Pflanzen, wie für Tiere und Menschen gemeinsam gelten. Insofern aber die Prozesse in der Pflanze etwas anderes sind, als die Prozesse in der Großhirnrinde, denen ja ein Bewußtsein parallel läuft, erfaßte dieser mnemische Naturvorgang natürlich das Besondere der Großhirnforschung und der Psychologie nicht. So gilt z. B. der Gravitationssatz ebenso für die Blüte wie für das Gehirn, ohne daß die Psychologie damit weiter käme. Nach aufgefundener

3) Wozu diese ganze Übersetzung dienen soll, da er sich doch auf die Befunde der experimentellen Psychologie stützen muß, ist nicht ersichtlich.

Mneme müßte erst der allgemeine, für Pflanzen und Menschen zugleich geltende Begriff dahin verändert werden, daß die Besonderheit der nervösen Prozesse als eigentliches Problem erhoben wird, insofern eben das, was der Pflanze fehlt, das Wesen des Psychophysischen ausmacht. Hätte man aber auch diese speziellen mnemischen Prozesse des menschlichen Großhirns entdeckt, so wäre wiederum Bedeutendes geleistet: die Chemie und Dynamik wäre aufgehellt. Wir wüßten etwas über das Korrelat des Psychischen, nämlich über die materiellen Bedingungen. Aber über das Psychische selbst wüßten wir damit noch gar nichts, weil eben das Psychische nicht aus der Physik und Chemie ableitbar ist. Wir müßten schließlich doch psychologisch vorgehen, und das können wir dann lieber gleich tun, statt einige Menschenalter zu warten.

Die experimentelle Psychologie ihrerseits war glücklicher. Sie kann die augenblickliche Stärke des Vergessenen zahlenmäßig erfassen, das an sich zu schwach ist, um ins Bewußtsein zu treten, ebenso die Überwertigkeit der Dispositionen ziffernmäßig bestimmen, d. h. jenes Plus über diejenige Stärke hinaus, die eben zum Überschreiten der Bewußtseinsschwelle nötig ist. Verschiedene Methoden — die ersten rühren von Ebbingshaus und Ohms her — stehen uns da zu Gebote.

Weiter ließ sich bestimmen, welche Schichtung und Struktur, welches Zusammensein und Ineinander diese Spuren oder Residuen früherer Erlebnisse aufweisen. Wir besitzen einen Einblick in das Residuensystem, in das Hinzutreten und Fortfallen von Partialresiduen. Wir wissen, in welcher Reihenfolge diese Spuren innerhalb minimalster Zeiten ineinander greifen. Ein Kapitel meines Geruchsbuches bringt gerade eine weitgehende Aufhellung dieser Fragen, wo Brun sich über den derzeitigen Stand der Forschung hätte unterrichten können, ehe er ohne Kenntnis der psychologischen Tatsachen eine Polemik eröffnet. Außerdem habe ich an anderer Stelle [4]) die bisherige Residuenforschung zusammengefaßt und neue eigene Experimente hierüber gegeben. Weiter sagen uns die Schußverletzungen im Großhirn mit ihren Ausfallserscheinungen vielerlei über die Art und Lokalisation der funktionalen Residuen. Wie dürfte die Psychologie angesichts dessen mit hypothetischen Begriffen arbeiten, die auch für die Botanik bindend sein sollen? Hat doch die Psychologie ihrerseits auch die individuelle Variation und die Vererbung mit eigenen Mitteln überaus fruchtbar und großzügig geprüft.

Die wesentlichste Ursache nun, weshalb die experimentelle Psychologie nicht mit einem mnemischen Grundprinzip arbeiten kann, das ebenso für Pflanzen wie für niedere und höhere Tiere

4) Hans Henning, Versuche über die Residuen. Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane Abt. I. Band **78**, S. 198—269. — Über die organisch-funktionelle Seite: Refraktärstadien in sensorischen Zentren. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. Band **165**, S. 605—614.

gilt, ist diese: die Struktur der Residue ist derart gebaut, daß sie sich nicht auf Botanisches anwenden läßt. Wir sind in der Psychologie also schon so weit, das Typische des menschlichen Großhirns zu fassen, das bei der Pflanze nicht vorhanden ist. Und zwar das Typische hinsichtlich des Bewußtseins ebenso, wie das Typische hinsichtlich des physischen Korrelats dieses Bewußtseins. Auch das Letztere ist bei Pflanzen und niederen Tieren nicht in gleicher Weise möglich, weil hier die wunderbare Differenzierung und Lokalisation des Großhirnes fehlt. Was botanisch zu sagen ist, das überläßt der Psychologe dem berufenen Botaniker, ohne ihm unzulänglich ins Handwerk zu pfuschen, denn die Botanik ist heute eine hochentwickelte Wissenschaft, die einen ganzen Mann erfordert.

Die Residuenwirkung nun, die beim gegenwärtigen Erlebnis mitwirkenden Spuren früherer gleicher oder ähnlicher Erlebnisse, etwa beim Sehen der Ziffer 3 läuft folgendermaßen ab: mit der Reizkomponente, die von der Netzhaut kommt, wirkt im sensorischen Sehfelde die Residualkomponente zusammen; zuerst sprechen hierbei die allgemeinsten Residuen an (diejenigen der Räumlichkeit und Farbe), dann diejenigen der allgemeinen Strichkombination, weiter die spezielleren Residuen des Zifferhaften (im Gegensatz zum Buchstabenhaften u. s. f.), dann die noch spezielleren Residuen (hier der Rundungen unserer 3 im Gegensatz etwa zu den Ecken der 4) und schließlich die prompte Residuenwirkung der individuellen Ziffer 3. Es ist wunderbar, daß man die Struktur der Spuren früherer Erlebnisse von der Bewußtseinseite aus so erfassen konnte. Aber wie sollten derartige Analysen auf die Botanik passen? Wie dürften wir uns heute mit einer allgemeinen Mneme begnügen, die an sich unbekannt auch die Pflanzen trifft?

Die Mneme, dieses Pflanzen, Tieren und Menschen gemeinsame Engramm, habe ich nicht gefunden, weder materiell, noch seelisch. Ja ich habe überhaupt nie eine Pflanzenseele angetroffen und ebensowenig materielle botanische Prozesse entdeckt. Aber die Spuren früherer Erlebnisse im menschlichen Seelenleben habe ich aufgehellt. Andere prüften dann weiter, ob und inwieweit solche Residuenwirkungen bei Geisteskranken, bei Tieren usw. vorhanden sind. Es wird hier also alles erst experimentell untersucht, wobei sich dann zugleich die Besonderheiten offenbaren. Brun aber nimmt von vornherein eine unbekannte Mneme einfach als überall gegeben an, auf der er aufbaut. Bei dieser Sachlage macht er der Psychologie nun einen Vorwurf!

Und wie baut Brun auf der Mneme auf? Das gegenseitige Erkennen der Ameisen als Koloniegenossen und Fremde z. B. erklärt er mit „Erscheinungen komplizierter psychoplastischer assoziativer Gehirntätigkeit, wobei die normale automatische Kampfbereitschaft der Tiere unterbrochen und gehemmt werden kann; teils durch die Ekphorie gewisser anderer übermächtiger Automatismen (Brutpflegeinstinkt, Königininstinkt), teils aber auch durch momentane kombinierte Assoziationen neuer Engramme unter sich

mit früheren mnemischen Komplexen. Dabei können alle Momente, je nach Umständen, in der mannigfaltigsten Weise bald für sich allein, bald kombiniert zur Wirkung gelangen". Viele Fremdworte benötigt diese „Psychoplastik", aber keines ist analysiert. Wieso liegen Instinkte vor, und was ist denn überhaupt ein Instinkt psychologisch? Woher weiß Brun denn, daß ein Königininstinkt und dergleichen erlebt und hernach gehemmt wurde? Woher weiß er um die Automatismen, um Assoziationen und ihre Kombinationen? Das müßte doch erst experimentell gezeigt werden. Alles was Brun hier den Ameisen zuschreibt, das sind doch nur Prozesse, die er als Mensch ihnen deduktiv auf Grund seiner eigenen Reflexion über die Lage unterlegt, und zwar keineswegs zwingend unterlegt. Es sind menschliche Folgerungen aus der Mnemelehre, aber keine experimentellen Analysen des tierischen Verhaltens. Derartiges aber heißt Anthropomorphismus.

Hierfür brachte ich auch den sachlichen Nachweis. Das Erkennen der Ameisen läuft nämlich nicht nach solchen hypothetischen Prozessen ab, sondern: gleich riechende Tiere erkennen sich (in gewissem Ausmaße) als Artgenossen an, andersriechende bekämpfen sich in jedem Falle als Feinde.

Wenn nicht anders, so hätte Brun schließlich meine Stellungnahme im einzelnen, meine Ansicht über die Struktur des Ameisenbewußtseins und mein Eintreten für tierisches Bewußtsein unbedingt meiner Auseinandersetzung mit Volkelt[5]) entnehmen müssen, der ebenfalls ein tierisches Bewußtsein anerkennt und dessen Struktur analysiert. Mit ihm suchte ich ja ausdrücklich eine (leicht erreichbare) Verständigung. Beim Eingehen auf diese Literatur hätte Brun sich endlich auf das Werk Krügers[6]), des Amtsnachfolgers von Wundt, sowie auf die psychologische „Behavior"-forschung geführt gesehen, und er hätte so den wissenschaftlichen Stand der Tierpsychologie erfahren.

5) Hans Volkelt, Über die Vorstellungen der Tiere. Arbeiten zur Entwicklungspsychologie, herausgegeben von Krüger Heft 2. Leipzig 1914.

6) Felix Krüger, Über Entwicklungspsychologie. Ebenda Heft 1. Leipzig 1915.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Juni 1918** **Nr. 6**
ausgegeben am 10. Juli

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: H. Sierp, Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. S. 221.
R. T. Müller, Zur Biologie von *Tanymastix lacunae* Guerin. S. 257.

Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen.

Von Hermann Sierp.

Die zahlreichen Untersuchungen, die bis heute ausgeführt sind, um die Beziehungen zwischen den Lebensfunktionen der Pflanzen und dem Licht, einer ihrer wichtigsten Energiequelle, zu klären, haben mit Notwendigkeit ergeben, daß wir uns, wenn wir tiefer in dieses Problem eindringen wollen, nicht mehr mit der einfachen Beschreibung der Reaktion des Lebendigen auf diesen äußeren Faktor begnügen dürfen, sondern daß wir mehr und mehr bestrebt sein müssen, die Beziehung zwischen Lebensfunktion und der sie fördernden Energie quantitativ zu erfassen. Dieses Erfordernis verlangt nun aber, daß wir uns über die bei den Versuchen bisher verwandten und weiterhin zu verwendenden Lichtquellen volle Klarheit verschafft haben.

Früher benutzte man bei den „Lichtversuchen“ vorwiegend das Tageslicht und zog nur gelegentlich, zumeist wenn besondere Ver-

hältnisse es geboten, künstliche Lichtquellen heran. Heute liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt, man benutzt vorwiegend künstliche Lichtquellen und verwendet das Tageslicht nur in ganz vereinzelten Fällen. Früher war mit anderen Worten das mit Tageslicht beleuchtete Zimmer der zu Lichtuntersuchungen dienende Versuchsraum, heute ist das durch künstliche Lichtquellen erleuchtete Dunkelzimmer an seine Stelle getreten. Wenn wir über die bei pflanzenphysiologischen Versuchen benutzten Lichtquellen sprechen wollen, so werden wir am besten mit dem Tageslicht beginnen, dies einmal weil solches Licht in sehr vielen Fällen als Lichtquelle gedient hat, dann aber weil es zweckmäßiger ist, immer an das normale, natürliche Licht, unter dem die Pflanzen in der Natur wachsen und gedeihen, anzuknüpfen. Eine Untersuchung des Tageslichts bringt also den Vorteil mit sich, daß wir in den Stand gesetzt sind, einmal die früheren mit Tageslicht ausgeführten Untersuchungen besser zu bewerten, und dann aber auch die mit den künstlichen Lichtquellen ausgeführten Arbeiten richtiger einzuschätzen.

Beim Durcharbeiten der in Betracht kommenden Literatur wird man sehr bald finden, daß sowohl was das Tageslicht angeht, als auch was die künstlichen Lichtquellen anlangt, keineswegs immer die notwendige Klarheit herrscht. Ein Zusammentragen alles dessen, was wir heute über die Lichtquellen wissen, dürfte, da ja die Forderung der quantitativen Untersuchungen in den Vordergrund des Interesses steht, mehr als geboten sein.

I. Tageslicht.

Wir wollen das Tageslicht zunächst einmal als weißes Licht, so wie es den Pflanzen in der Natur geboten wird, betrachten.

Die Pflanzenphysiologen, die mit dem Tageslicht arbeiteten, haben von jeher das Bedürfnis empfunden, Licht von verschiedener Intensität zu gebrauchen. Wie es immer der Fall ist, so waren auch hier die ersten orientierenden Untersuchungen recht rohe. In den drei sich darbietenden Intensitäten: im Sonnenlicht, im diffusen Licht und in der Dunkelheit glaubte man drei brauchbare Grade bereits gefunden zu haben. Es kann ja auch nicht zweifelhaft sein, daß diese oft angewandten Intensitätsgrade für sehr viele Zwecke ausreichend sind. Aber beim Durchgehen der Literatur begegnen wir immer wieder Versuchen, wo bereits eine feinere Abstufung des Tageslichts durch ganz bestimmte Anordnung zu erreichen versucht wird. Ich will aus den hier in Betracht kommenden Arbeiten nur wenige herausgreifen, die aber genügen, um uns von diesen Versuchen ein anschauliches Bild zu geben.

Detmer (21), der den Einfluß verschiedener Lichtintensitäten auf die Entwicklung einiger Pflanzen untersuchte, stellt die Pflanzen

in Holzkästen, deren Vorderwand aus verschiedenen Glassorten bestand. Der eine wurde mit einer gewöhnlichen Glasplatte versehen, der zweite mit einer Milchglasplatte, der dritte mit zwei solchen, der vierte mit drei solchen, der fünfte war völlig dunkel. Die Intensitätsdifferenzen wurden dabei für die einzelnen Kästen genau festgestellt. Andere Forscher, ich nenne etwa Famintzin (29), und von neueren Autoren Lubimenko (61) und Baar (2), versuchen eine verschiedene Abstufung der Helligkeit dadurch zu erreichen, daß sie das Tageslicht durch eine bestimmte Anzahl Papierlagen, die sie vor die Pflanzen stellen, abschwächen. Wieder andere, so z. B. Vöchting (111), stellen die Versuchspflanzen in verschiedener Entfernung von einem Nordfenster auf.

Das Tageslicht, das in all diesen Versuchen verwandt worden ist, stellt eine Lichtquelle vor von recht großer Veränderlichkeit. Wenn wir die mit Tageslicht ausgeführten Untersuchungen richtig bewerten wollen, so bleibt uns nichts anderes übrig, als einmal der Frage näher zu treten, welches denn eigentlich die Intensität des Tageslichtes in den verschiedenen Tages- und Jahreszeiten an den verschiedenen Orten der Erde ist. Die Beantwortung dieser Frage dürfte aus vielen Gründen oft von Wichtigkeit sein. Ich will hier nur etwa an die jüngsten Untersuchungen von Klebs (48) erinnern, in denen zu zeigen versucht wurde, daß die Buchen nur deshalb nicht im Winter zum Weiterwachsen zu bringen waren, weil ihnen die nötige Lichtmenge fehlt. Die Beantwortung dieser Frage setzt doch, wenn man experimentell mit künstlichen Lichtquellen sie zu entscheiden versucht, voraus, daß man weiß, welche Menge, und zwar diese in der gleichen Einheit gemessen, in der auch die angewandten künstlichen Lichtquellen gemessen wurden, die Pflanzen in den verschiedenen Monaten des Jahres bei uns in der Natur empfangen.

Der erste, welcher auf die große Wichtigkeit solcher Tageslichtmessungen aufmerksam machte, war Wiesner. Seine zahlreichen Untersuchungen, die zusammenfassend in dem Werke: „Der Lichtgenuß der Pflanzen“ (121) zur Darstellung gelangten, sind den Botanikern am geläufigsten und am meisten benutzt worden, bleiben wir darum zunächst bei ihnen stehen.

Die Methode, die Wiesner anwandte, um die Lichtintensitäten des Tageslichtes zu bestimmen, lehnt sich eng an das von Bunsen und Roscoe (15) angewandte, sogenannte photographische Verfahren an. Es zeichnet durch besondere Einfachheit und Billigkeit sich aus, denn es gehört nichts weiteres dazu als ein kleines schwarzes Holzrähmchen, in dem neben einem Papierstreifen von bestimmten schwarzen Ton (Normalton) ein in wenigen Minuten herzustellendes photographisches Normalpapier gelegt wird. Der reziproke Wert der Sekundenzahl, welche notwendig ist, um dem photographischen

Normalpapier den Normalton zu geben, ist der Ausdruck der Intensität und zwar in Bunsen-Roscoe'schen Einheiten (= der Intensität, welche wirksam ist, um auf dem Normalpapier die Farbe des Normaltons im Zeitraum einer Sekunde hervorzurufen).

Diese Methode hat sich schnell eingebürgert und es sind mit ihr teils von Wiesner selbst, teils von anderen, Schimper (95), Kißling (47), Schwab (99), Rübel (92) und Samec (94) an allen Orten der Erde zahlreiche Messungen ausgeführt worden, wodurch unsere Kenntnisse sehr wertvolle Erweiterungen erfahren haben. So wurden manche gesetzmäßige Änderungen der Lichtintensität aufgedeckt, manche wertvolle Beziehungen, wie unter anderen zwischen dem Lichtgenuß und der Lufttemperatur, gefunden und schließlich auch manche brauchbare Ergebnisse, die dem Forstmanne im Walde, dem Gärtner bei seinen Züchtungen im Freien und in den Gewächshäusern zugute kamen, erzielt.

So wertvoll in vieler Hinsicht diese photographische Methode auch ist, so muß doch immer wieder von ihr gesagt werden, daß die mit ihr ermittelten Zahlen nicht als eigentliche Lichtwerte ausgegeben werden dürfen; denn die angewandte Methode gestattet nur die chemische Intensität der Sonnen- und Himmelsstrahlung zu bestimmen. Das gleiche gilt übrigens von allen ähnlichen Methoden, die auf demselben Prinzip beruhen, so unter anderen auch von den von Steentrup[1]) und v. Esmarch (24) konstruierten Lichtmessern. Bei allen diesen Methoden sind die schwächer brechbaren Strahlen des Spektrums ganz unberücksichtigt geblieben. Diese Strahlen spielen nun aber für viele Lebensvorgänge der Pflanzen eine wichtige, wenn nicht ausschlaggebende Rolle. Die wichtigen chemischen Vorgänge in der Pflanze, wie Kohlensäureassimilation und Chlorophyllbildung dürften hauptsächlich in den langwelligen Strahlen erfolgen. Wenn diese Ansicht nach den Untersuchungen von Kniep und Minder (51), Meinhold (64) und Schmidt (96) auch nicht mehr in ihrer ursprünglichsten Form, wo diese Vorgänge fast ausschließlich in diesen Strahlen erfolgen sollten, gelten, so haben doch gerade diese letzten Untersuchungen ergeben, daß wir diese Strahlen nicht vernachlässigen dürfen.

Doch wie immer in einem solchen Falle werden Zahlen am deutlichsten sprechen. In einer ausgezeichneten Studie von Dorno (22) über Licht und Luft im Hochgebirge, die uns in dieser Arbeit noch des öfteren beschäftigen wird, wurden Lichtmessungen, einmal mit dem Weber'schen Photometer (s. darüber S. 251) ausgeführt, dann aber auch zum Vergleich die Wiesner'sche photochemische Methode benutzt. Aus dem großen Zahlenmaterial sei hier nur

1) Näher beschrieben in Eugen Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Dritte Aufl. 1914, 1. Lieferung, S. 13.

die folgende Tabelle 1 wiedergegeben. In dieser ist das Verhältnis der photographisch wirksamen Strahlung zu der photometrisch ermittelten roten Strahlung angegeben und zwar im Sonnenlicht, im diffusen und im Gesamtlicht an absolut wolkenlosen Tagen in Beziehung zur Sonnenhöhe. In der vierten Horizontalreihe ist das Verhältnis der Zahlen der zweiten horizontalen Reihe zu den der ersten, also das Verhältnis des Sonnenlichtes zu dem diffusen Licht gebildet. Die Zahlen sind das Jahresmittel aus einer großen Anzahl von Messungen.

Tabelle 1.

Verhältnis der photographischen zu den photometrischen Werten.

	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°	65°	Mittel
1. Im Sonnenlicht	8,3	8,6	8,9	10,0	10,5	10,7	11,9	12,7	13,3	14,4	14,7	14,1	11,5
2. Im diffusen Licht	37,5	36,1	36,4	37,2	39,1	37.7	38,8	38,8	38,5	43,3	44,1	44,1	39,3
3. Im Gesamtlicht	15,6	14,4	13,1	13,1	13,5	14,2	14,8	15,8	17,5	17,1	17,1	15,7	14,9
4. $\frac{\text{Reihe 2 Sonnenlicht}}{\text{Reihe 1 diff. Licht}}$	4,5	4,2	4,1	3,7	3,7	3,5	3,3	3,1	2,9	3,0	3,0	3,1	3,5

Aus diesen Zahlen geht deutlich hervor, daß der Anteil, den das diffuse Licht an der Gesamtbeleuchtung nimmt, ein ungleich größerer ist als in Hinsicht des wahren Lichtes. Wir sehen, daß es sich um Abweichungen von hunderten von Prozenten handeln kann. Das Verhältnis $\frac{\text{Sonnenlicht}}{\text{diffuses Licht}}$ wird photographisch im Extrem $4^1/_2$ mal, im Mittel $3^1/_2$ mal so groß gefunden als photometrisch und das Verhältnis schwankt je nach der Sonnenhöhe um 4,5—2,5. Ich glaube nach diesen Zahlen wird jeder Dorno recht geben, wenn er in Hinsicht auf die soviel in der Botanik verwandten Zahlen von Wiesner sagt: „Eine zahlenmäßige Übertragung des photographisch gemessenen Verhältnisses auf das wahre Lichtverhältnis erscheint damit nicht angängig; will man praktisch wissen, welches Licht einer Pflanze in der Sonne im Verhältnis zum Schatten zukommt, wird man photometrische Messungen nicht umgehen können." (S. 67.)

Einen weiteren Übelstand der Wiesner'schen Lichtmeßmethode müssen wir oft darin erblicken, daß die Messungen nicht Bezug nehmen auf die heute bei uns allgemein gebrauchte Einheitskerze. Zur Charakterisierung der sogenannten Bunsen-Roscoe'schen Einheit sagt Wiesner nur, daß die Intensität des gesamten Tageslichtes in Wien bei unbedeckten Himmel zur Mittagszeit in den ersten Tagen des Mai gleich dieser Einheit sei. Mit dieser Angabe läßt

sich gar nichts anfangen, so z. B., wenn es uns etwa auf den Vergleich des Tageslichtes mit künstlichen Lichtquellen wie in den oben erwähnten Versuchen von Klebs (48) ankommt.

Helligkeitsmessungen, die das gesamte Tageslicht berücksichtigen und zudem in dem gewöhnlichen Maße ausgeführt sind, liegen nicht sehr zahlreiche vor. Es dürften hier nur die Arbeiten der beiden Physiker Weber (120) und Dorno (22) in Betracht kommen. Ersterer hat seit 1890 regelmäßig die mittlere Ortshelligkeit in Kiel zur Zeit des wahren Mittags gemessen, letzterer hat in der bereits oben erwähnten Studie in den Jahren 1908—1910 ausführliche Untersuchungen über die Lichtverhältnisse in Davos, dem bekannten im Hochgebirge der Schweizer Alpen, in 1600 m Seehöhe gelegenen Orte gemacht. Beide Forscher benutzen zu ihren Lichtmessungen das vom ersteren konstruierte sogenannte Weber'sche Photometer. Auf die Brauchbarkeit dieses heute bei den Lichtuntersuchungen oft benutzten Photometers soll an anderer Stelle eingegangen werden (s. S. 251), ich gehe deshalb gleich zu den von diesen Forschern ermittelten Zahlen über.

Bereits Lehmann (58) hat auf die Messungen Weber's hingewiesen und einige seiner ermittelten Zahlen wiedergegeben. Diese Zahlen seien durch solche aus den Jahren 1908—1910 ergänzt, denen ich aber die Maxima und Minima sowohl die absoluten wie die mittleren beifüge. Ich wähle gerade die Zahlen dieser Jahre, weil Dorno in dem gleichen Zeitraum in Davos die gleichen Messungen ausgeführt hat, so daß wir in den beiden nächsten Tabellen Zahlen vor uns haben, die in allen Punkten miteinander zu vergleichen sind und die uns in der schönsten Weise zeigen können, ein wie großer Unterschied zwischen zwei so verschieden hochgelegenen Orten in der Helligkeit herrscht.

Die Angaben in den beiden nächsten Tabellen geben uns also die mittägliche Ortshelligkeit wieder und zwar in 1000 MNK (Meter-Normalkerzen).

Vergleichen wir die Zahlen dieser beiden Tabellen miteinander, so springt der große Unterschied in der Helligkeit dieser beiden Orte direkt in die Augen. Davos hat im tiefen Winter die 6fache Helligkeit, im höchsten Sommer die 1,8fache, im Durchschnitt die 2,5fache von Kiel. Bei dem großen Einfluß, den das Licht auf das Pflanzenleben ausübt, dürfte es selbstverständlich sein, daß sich dieser Unterschied auch irgendwie in der Pflanzenwelt zeigt. Jedenfalls dürfen solche Ergebnisse beim Studium der Hochgebirgsflora nicht vergessen werden. Aber auch für den Pflanzenphysiologen kann eine solche Erkenntnis unter Umständen von Wert werden. Ich denke z. B. hier an die oben von Klebs (48) angeführten Untersuchungen über das Treiben der Bäume. Es wäre doch sicherlich sehr interessant, zu erfahren, ob etwa Buchen in dem lichtreicheren

Tabelle 2.

Die mittägliche Ortshelligkeit in Kiel in 1000 Meterkerzen.

Monat	Mittelwert aus allen Messungen	Mittl. Max.	Abs. Max.	Mittl. Min.	Abs. Min.
Januar	7,7	20,4	24,8	2,2	2,0
Februar	15,6	43,6	67,8	2,7	2,3
März	27,4	81,9	130,6	4,0	3,4
April	40,5	85,9	123,6	6,0	2,1
Mai	46,8	88,7	109,1	9,1	3,9
Juni	55,9	95,2	97,5	19,1	9,7
Juli	54,4	154,3	184,7	16,6	10,2
August	44,8	90,0	97,7	14,3	12,6
September	44,5	103,2	146,8	12,3	3,9
Oktober	24,0	58,9	77,7	6,2	4,8
November	14,4	35,0	48,0	2,6	2,2
Dezember	7,1	14,2	17,5	1,4	1,3

Tabelle 3.

Die mittägliche Ortshelligkeit in Davos in 1000 Meterkerzen.

Monat	Mittelwert aus allen Messungen	Mittl. Max.	Abs. Max.	Mittl. Min.	Abs. Min.
Januar	45,9	74,7	82,3	17,3	10,9
Februar	61,3	102,3	111,4	20,4	10,1
März	95,8	159,4	180,0	49,2	40,1
April	112,4	189,6	206,2	40,9	26,8
Mai	117,0	197,5	204,6	22,1	16,7
Juni	112,7	215,1	223,2	22,6	17,5
Juli	99,8	178,1	181,8	19,1	8,1
August	102,4	176,3	182,3	20,6	13,2
September	84,7	161,3	165,8	19,3	8,8
Oktober	72,6	121,1	124,8	20,0	11,6
November	45,1	80,7	90,6	16,6	11,3
Dezember	38,2	59,8	68,8	12,5	6,9

Hochgebirge zum Weiterwachsen zu bringen wären. In einer anderen Tabelle hat Dorno (22 S. 112) die mittleren Tagessummen der Helligkeitswerte für die Monatsmitten des Jahres in 1000 MNKSt

(Meterkerzenstunden) berechnet, die in der folgenden Tabelle 4 wiedergegeben sind.

Tabelle 4.

Mittlere Tagessummen der Helligkeitswerte in 1000 Meterhefnerkerzen. Wolkenlose Tage.

Monat	Helligkeitssummen 1000 Meterkerzenstunden			
	der Horizontalfläche durch			der zur Sonne senkrechten Fläche durch Sonnenstrahlung
	Gesamtstrahlung	diffuse Strahlung	Sonnenstrahlung	
15. Januar	236	41	192	588
15. Februar	400	63	334	775
15. März	680	95	590	1079
15. April	997	118	871	1375
15. Mai	1290	149	1145	1720
15. Juni	1290	131	1145	1669
15. Juli	1319	160	1143	1708
15. August	1077	85	994	1521
15. September	796	68	739	1298
15. Oktober	516	46	467	981
15. November	283	52	246	703
15. Dezember	195	41	163	568

Für einen Ort der Ebene liegen meines Wissens solche Zahlen nicht vor. Aus den Angaben aber, daß in Davos im tiefen Winter die Helligkeit ungefähr 6mal und im Sommer ungefähr 1,8mal so groß ist wie in Kiel, können wir ungefähr aus den obigen Zahlen die Werte für Kiel berechnen. Wir bekämen für die beiden Monate Juli und Dezember zu folgenden Werten:

	Gesamtlicht	Diffuses Licht
Monat Juli	c. 659000 MNKSt.	c. 80000 MNKSt.
„ Dezember	c. 35000 „	c. 7000 „

Diese Angaben beziehen sich auf wolkenlose Tage. Wir sehen, daß in der Tat den Pflanzen in der Ebene eine verhältnismäßig geringe Lichtmenge im Winter zur Verfügung steht. In den künstlichen Lichtversuchen von Klebs wurden nun im allerbesten Falle den Pflanzen 24000 MNKSt. gegeben. In dem Hochgebirge, wo das Sonnenlicht vorherrschend ist, würden wir den Pflanzen weit

mehr und vor allem weit billigeres Licht geben können. Das Hochgebirge ist, was die Lichtverhältnisse angeht, für manche Untersuchungen nach den Lichtmessungen Dorno's der ideale Untersuchungsort.

Dieses Beispiel hat uns indes von den Haupttabellen 2 und 3 abgelenkt, gehen wir darum noch einmal zu ihnen zurück. Vergleichen wir noch die Maxima und Minima miteinander, diese können uns über die Veränderlichkeit des Tageslichts guten Aufschluß geben. Wir erkennen vor allem an den Zahlen, die in Kiel gewonnen wurden (Tab. 2), daß es sich um ganz enorme Schwankungen handelt. Nach den Angaben Weber's (120, 1893, S. 82) kann sich die Tageshelligkeit innerhalb weniger Minuten um 100 % verstärken resp. verringern. Daraus folgt, daß für länger währende Untersuchungen das Tageslicht nicht zu gebrauchen ist. Aber auch bei kürzer dauernden Untersuchungen ist die äußerste Vorsicht geboten. Bei dieser Gelegenheit mag auf eine weitere unter Umständen wichtige Beobachtung hingewiesen werden. Dorno beobachtet, daß aufziehende weiße Wolken, wenn sie die Sonne nicht verdecken, nicht, wie man dies anzunehmen geneigt ist, die Gesamthelligkeit herabdrücken, sondern daß sie diese unter Umständen sogar bis zu 40 % erhöhen können, ja selbst leichte Dunstschleier vor der Sonne die normale Helligkeit nicht erheblich heben.

Natürlich ändert sich auch an ganz klaren Tagen sowohl das Gesamtlicht, als auch das diffuse Licht in den einzelnen Stunden des Tages. Solche Zahlen haben gerade im Hinblick auf die Untersuchungen, die mit Tageslicht ausgeführt sind, für den Pflanzenphysiologen großes Interesse, ich gebe darum hier solche von Dorno (22, S. 111) in Davos ermittelte Zahlen wieder. Es dürften dies die einzigsten sein, die in dieser Richtung gemacht sind. Die erste Tabelle (Tab. 5) gibt das Gesamtlicht, d. h. das Sonnenlicht + diffuses Licht, die zweite (Tab. 6) das diffuse Licht allein wieder.

Sicherlich wäre es zu wünschen, wenn solche photometrisch ermittelten Lichtmessungen, wie sie nun für Kiel und Davos vorliegen, noch für mehrere Orte der Erde durchgeführt würden. An anderer Stelle macht Dorno[2]) Vorschläge zum systematischen Studium des Lichts und Luftklimas der den deutschen Arzt interessierenden Orte. Daß auch der Biologe an solchen Untersuchungen ein gewisses Interesse hat, das dürften diese wenigen Angaben aus dem so großen Material, das Dorno zusammengetragen hat, bereits ergeben und es wäre demnach zu wünschen, daß bei der notwendigen, einheitlichen Organisation auch die biologischen Interessen mit berücksichtigt würden.

---

2) Veröffentl. d. Zentralstelle für Balneologie. Heft VII.

Tabelle 5.

Tagesgang der mittleren Gesamthelligkeit an den 12 Monatsmitten in 1000 Meterkerzen. Wolkenlose Tage.

Monat	6a	7a	8a	9a	10a	11a	Mg.	1p	2p	3p	4p	5p	6p
15. Januar . .					36,5	52,2	53,8	50,8	37,2	20,0			
15. Februar . .				39,2	61,5	72,8	75,0	73,5	56,5	40,3			
15. März . . .			35,2	64,8	86,8	104,0	110,0	104,0	98,2	74,0	32,8		
15. April . . .		35,0	64,0	91,2	118,5	131,9	136,0	132,0	116,0	96,0	66,0	35,0	
15. Mai . . .	30,2	59,0	88,0	117,8	137,8	150,5	156,8	151.8	140,6	111,0	84,5	59,2	
15. Juni . . .	33,0	60,8	89,5	112,7	131,5	148,8	153,2	150,0	130,8	109,8	86,2	62,8	39,6
15. Juli . . .	40,3	66,7	93,7	120,7	137,4	150,6	156,5	150,5	134,0	112,4	87,5	58,8	
15. August . .	12,5	42,5	75,3	101,0	122,3	132,7	136,7	132,9	116,5	101,6	73,7	44,3	
15. September .		27,6	48,7	78,6	96,2	109,5	113,9	108,0	95,7	77,8	48,6		
15. Oktober . .			19,8	49,1	72,8	84,1	90,0	83,2	72,8	51,4			
15. November .					43,8	52,5	57,8	56,0	46,5	24,0			
15. Dezember .					26,3	40,3	43,8	45,8	36,3	19,5			

Tabelle 6.

Tagesgang der mittleren diffusen Helligkeit an den 12 Monatsmitten in 1000 Meterkerzen. Wolkenlose Tage.

Monat	6a	7a	8a	9a	10a	11a	Mg.	1p	2p	3p	4p	5p	6p
15. Januar					7,2	8,0	9,4	9,2	7,0	5,2			
15. Februar				7,5	10,5	10,8	11,2	10,5	9,0	6,8			
15. März			8,2	10,8	12,0	13,0	13,4	15,0	12,8	9,8	7,4		
15. April		8,8	11,8	12,2	13,2	13,8	13,7	13,2	10,8	10,4	8,8	7,0	
15. Mai	7,0	11,0	12,0	13,8	15,2	16,0	15,2	14,2	13,8	11,8	9,8	7,8	
15. Juni	8,0	8,2	8,8	11,2	13,4	15,2	15.8	12,5	11,3	9,2	7,7	5,8	3,8
15. Juli	5,7	8,5	8,8	12,1	15,0	17,3	18,0	17,8	16,2	14,5	12,5	10,6	
15. August	6,7	6,9	7,3	7,6	8,1	8,2	8,4	7,7	6,7	6,7	6,6	6,5	
15. September		5,9	6,2	6,8	7,2	7,6	7,8	7,6	7,2	6,8	6,2		
15. Oktober			3,5	6,2	6,4	6,5	6,5	6,2	6,2	5,9			
15. November					8,0	9,0	10,6	9,1	8,2	7,3			
15. Dezsmber					5,8	8,8	9,2	7,8	7,2	5,6			

Bis jetzt haben wir das Tageslicht als weißes Licht betrachtet. Wir wissen nun aber, daß jedes weiße Licht eine Zusammensetzung ist von mehreren einzelnen Farben. Das Spektrum, das wir er-

halten, wenn wir einen Sonnenstrahl durch ein Prisma schicken, ist in seiner Zusammensetzung sowohl in den einzelnen Farben von rot bis violett als auch über die sichtbaren Grenzen hinaus qualitativ und quantitativ genau untersucht. Was die qualitative Untersuchung angeht, so brauche ich nur daran zu erinnern, daß wir heute weit mehr als 5000 Frauenhofer'sche Linien kennen und genau wissen, welchen Elementen sie zugehören. Durch klassische Untersuchungen, vor allem von Langley (56, 57) ist aber auch die quantitative Lösung der Aufgabe im wesentlichen als gelöst anzusehen.

Langley legte als Einheitsmaß das der Wärme zugrunde: Alle Strahlen, sowohl die kurzwelligen wie die langwelligen, führen demjenigen Körper, der sie restlos absorbiert eine ihrer Energie entsprechende Wärmemenge zu. In dem Bolometer fand er ein Meßinstrument, das solche kleine Energien, wie sie in Spektrallinienbreite entsprechenden Spektralteilen ausgesandt werden, noch sicher anzeigt. Mit einem solchen Apparat, der auch durch eine Thermosäule ersetzt werden kann, ist in kürzester Zeit die ganze Energieverteilung einer Lichtquelle aufzunehmen. Langley untersucht mit diesem Apparat die Wirkung der Sonnenstrahlen. Seine Ergebnisse, die in der Feststellung der für die Erde wichtigsten Naturkonstante, „der Solarkonstante" ihre Krönung fanden, sind verschiedentlich zusammengestellt. Ich verweise hier nur etwa auf die Lehrbücher von Hann (39) und Trabert (109). Dort wird man auch die Energiekurve des Sonnenlichtes außerhalb unserer Atmosphäre und die finden, welche von solchen Sonnenstrahlen erzeugt wird, die die Atmosphäre durchdrungen haben. In dem letzten der beiden erwähnten Lehrbüchern wird auch das diffuse Licht weitgehendst berücksichtigt.

In unserem Zusammenhang kommt es weniger auf Messungen an, die sich auf alle Einzelheiten des Spektrums erstrecken, wir geben uns schon zufrieden, wenn wir etwas über die Veränderlichkeit größerer Spektralbezirke im Tageslicht erfahren. Bei Besprechung der Intensität des weißen Tageslichtes lernten wir den großen Wert systematisch durchgeführter Messungen kennen und solche Messungen suchen wir auch über die spektrale Zusammensetzung des Tageslichtes.

Der einzigste, der solche Messungen ausgeführt hat, ist wieder Dorno in seiner bekannten Studie, derer wir schon des öfteren Erwähnung taten. Durch 3 Jahre hindurch hat er vier Spektralbezirke genauer verfolgt. Ich gebe seine Resultate in Form von Kurven hier wieder, die uns in einem Blick ein anschauliches Bild von seinen Ergebnissen zu geben vermögen (s. Dorno 22, S. 141).

Die erste Kurve (Fig. 1) gibt uns das Verhältnis der Strahlungssummen der vier beobachteten Spektralbezirke im Laufe der

12 Monate des Jahres wieder. Auf der Abzissenachse sind die Zeiten (Monate des Jahres) und auf den zugehörenden Ordinaten die zu den Zeiten gehörenden Strahlungssummen aufgezeichnet.

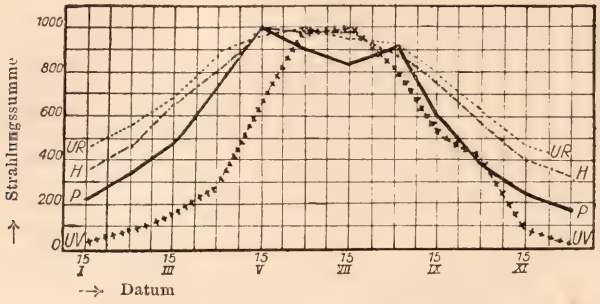


Fig. 1. Jährl. Gang der Summen der { ..... Wärme- *UR*; —·—·— Helligkeits- *H*; ——— blauvioletten *P*; ++++ ultravioletten *UV* } Strahlung der Sonne

Wie groß sind nach dieser Kurve die Veränderungen der Sonnenstrahlen innerhalb eines Jahres! Betrachten wir nur einmal die ultraviolette Strahlung. Sie ist im Sommer etwa 20mal so stark wie im Winter, von ihr bringt ein Sommertag fast soviel wie ein ganzer Wintermonat. Wir wissen nun aber, daß diese Strahlen tief in das Leben der Organismen eingreifen, wie zahlreiche Untersuchungen über die Wirkung dieser Strahlen auf Tier und Pflanzen, insbesondere Bakterien, ergeben haben. Ich verweise hier nur auf die Arbeiten von Sachs (93), de Candolle (16), Loeb (60), Thiele und Wolf (108), Hertel (42), Schulze (98), Kluyver (50), Oker-Blom (72), Vogt (115) und Bovie (11, 12). Auch in bezug auf die anderen Strahlen verhalten sich die einzelnen Jahzeszeiten ganz verschieden. Besonders klar tritt auch die ganz verschiedene Qualität der Frühlings- und Herbstsonne in den obigen Kurven uns entgegen.

Weiter seien in den vier nächsten Kurven (Fig. 2) die verschiedenen Lichtzusammensetzungen des Sonnenlichtes an den verschiedenen Tages- und Jahreszeiten hier wiedergegeben. Sie beziehen sich nur auf die verschiedenartigsten (Wärme- und ultravioletten) Strahlen und sind gezeichnet, indem die Maxima beider gleich und gleich 1000 gesetzt sind.

Man erkennt aus diesen Kurven unmittelbar wie schnell und gewaltig die Zusammensetzung des Lichts schwankt. Man vergleiche nur etwa den 15. Juli mit dem 15. Januar. Am Mittag ist im Sommer der Wärmeanteil wohl 10mal so groß, am Morgen sogar 20mal so groß wie im Winter.

Auch Wolken können die Qualität des Lichtes wesentlich ändern. Wir hörten (S. 229) ja, daß Dorno festgestellt hat, daß aufziehende Wolken die Intensität des Lichtes wesentlich erhöhen können. Dieses stellt man aber nur fest, wenn das Licht photometrisch gemessen wird. Führt man die Messung photographisch durch, so zeigen Wolken zumeist sogar eine Schwächung der Intensität des diffusen Lichtes. Dies ist nur so zu erklären, daß die Lichtvermehrung der aufziehenden Wolken nur auf einer Vermehrung der langwelligeren Strahlung begründet ist. Auch in dieser Tatsache dürfte sich der große Mangel der photographischen Methode gegenüber der photometrischen zeigen.

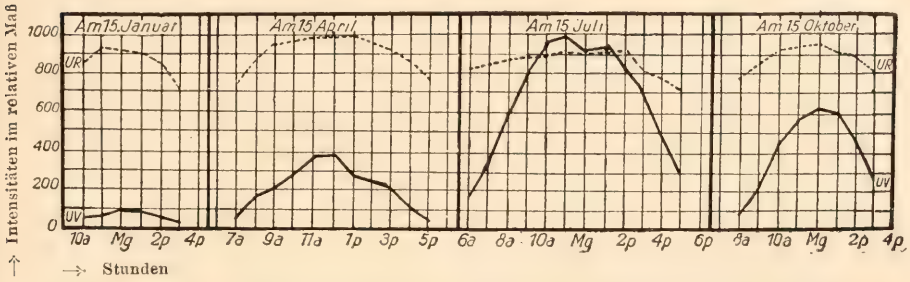


Fig. 2. Die verschiedenartige Zusammensetzung des Sonnenlichtes in den vier Jahreszeiten.

Im übrigen brauchen wir uns nicht weiter mit dem sonst wichtigen Kapitel der spektralen Zusammensetzung des Lichtes aufhalten. Es liegen nämlich auf botanischem Gebiet ausgezeichnete Untersuchungen vor, in denen das ganze Problem scharf herausgearbeitet und die ganze in Betracht kommende Litteratur zusammengetragen ist, so daß ich hier nur auf diese verweisen brauche. Es sind die Untersuchungen vor allem von Kniep und Minder (51), dann die von Meinhold (64), Lubimenko (62), Schmidt (96), Klebs (49) und Puriewitsch (84). Gerade diese Arbeiten können einem so recht klar zeigen, wie sehr es bei sehr vielen Untersuchungen auf Genauigkeit ankommt, und wie die Vernachlässigung eines Faktors, wie etwa der der Intensität gleich zu großen Fehlschlüssen Anlaß geben kann.

II. Künstliche Lichtquellen.

Künstliche Lichtquellen wurden jederzeit bei den pflanzenphysiologischen Versuchen benutzt, wenn sie auch gegenüber dem Tageslicht anfänglich ganz zurücktraten. Es ist nicht uninteressant, sich einmal in kurzen Zügen die ganze Entwicklung vor Augen zu führen, welche die Lichtquellen von den ersten Zeiten, wo man anfing, physiologische Versuche zu machen bis hinauf in unsere

Zeit des Gases und der Elektrizität durchgemacht haben. Wir werden dabei die ganze Entwicklung wiederfinden, welche die Beleuchtung in den letzten anderthalb Jahrhunderten genommen hat. Dieser geschichtliche Überblick führt uns weit zurück in die Zeit, wo die herrlichen Arbeiten von Bonnet und Duhamel entstanden.

Bonnet (8) untersucht die Bewegungen, die Blätter ausführen, um ihre Oberfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen, und glaubt in dem Licht eine der am meisten in Betracht kommenden Ursachen gefunden zu haben. Unter den Versuchen, die dies beweisen sollen, finden wir auch den folgenden: Zwei Zweige von *Atriplex* werden abends beim Dunkelwerden abgeschnitten und künstlich und zwar „avec une bougie de quatre à la livre, placée à deux ou trois pouces de chacun deux (p. 280)" beleuchtet. Die Zweige waren dabei so aufgestellt, daß ihre Oberflächen vom Licht abgewandt waren. Wir, die wir im Zeitalter der Elektrizität leben, lächeln vielleicht, wenn wir uns diese primitive Versuchsanordnung vorstellen, aber sie erfüllte ihren Zweck; denn „à une heure et demie, une des feuille avoit commencé a se retourner, à sept heures du matin, cette feuille s'etoit fort élevée, comme pour offrir sa surface supérieure à la lumière (p. 211)". Derselbe Versuch wird dann mit einem Weinblatt mit dem gleichen Erfolg wiederholt.

Duhamel (23) widmet der Schlafbewegung der Blätter seine Aufmerksamkeit und sucht deren Zustandekommen zu ergründen. Es lag ja zu nahe, in dem Wechsel zwischen Tag und Nacht, vor allem in dem Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit die Ursache für die Bewegung der Blätter zu suchen. Das Licht wegnehmen war ja leicht, aber er ließ sich auch durch die damals große Schwierigkeit das Tageslicht zu ersetzen, nicht abschrecken. Mit einer Fackel (flambeau) wurden die Pflanzen des Abends beleuchtet. Nach dem, was wir von den Schlafbewegungen wissen, verstehen wir es, wenn „la lumière artificielle d'un flambeau ne produit aucun effect sur la sensitive (p. 159)".

Der gleiche Gegenstand wurde etwa fünfzig Jahre später von de Candolle (17) behandelt und auch dieser Forscher verwendet künstliches Licht. Aber die Beleuchtungstechnik war bereits einen Schritt vorwärts gegangen. Die sogenannte Argand'sche Lampe behauptete das Feld. Diese Lampe wurde mit Rüböl gespeist. Statt des bis dahin verwandten massiven Runddochtes wurde ein breiterer und flacherer Docht verwandt, der zu einem Hohlzylinder zusammengebogen war. Eine weitere wesentliche Verbesserung bestand darin, daß die Flamme von außen und von innen von dem Luftstrom getroffen wurde. Es war also die Konstruktion, wie sie die gewöhnlichen Petroleumlampen noch heute haben. De Candolle wußte diese bedeutende Verbesserung für seine Versuche gleich nutzbar

zu machen. Um den Einfluß dauernder Beleuchtung auf die Schlafbewegung zu studieren, setzt er die Versuchspflanzen dem Licht von sechs solchen Argandlampen aus, einem Licht, das $^5/_6$ des hellen diffusen Tageslichtes (équivalant du 5/6es du jour sans soleil [p. 860]) gleichkommen soll. Wir haben heute noch alle Hochachtung vor diesem großen Schritt vorwärts in der Beleuchtungstechnik, aber in der Beurteilung der Lichtstärke dürften die damaligen Menschen doch wohl sehr optimistisch gewesen sein, wenn sie das Licht von sechs solchen Lampen = $^5/_6$ eines hellen diffusen Tageslichts setzen. Selbst wenn wir etwa den ungünstigsten Fall annehmen und nach Tabelle 2 das Tageslicht gleich c. 2000 MK annehmen, so müßte eine jede solche mit Rüböl getränkte Lampe einer Lichtstärke von c. 270 MK. gleichkommen, also eine Lichtstärke haben, wie sie unsere heute zur Straßenbeleuchtung benutzten hochkerzigen Lampen haben[3]) Wir verstehen eine solche Überschätzung nach der damaligen dunklen Zeit, aber dies Beispiel ist, und darum führe ich es an, besonders lehrreich. Es zeigt uns, ein wie großer Fehler bei der Abschätzung der Helligkeit einer Lampe durch das Auge eintreten kann.

Diese Argandlampen finden wir noch in mehreren Arbeiten der folgenden Zeit wieder, so z. B. bei Meyen (65), der beim Studium des Öffnens und Schließens der Blüten sich vier solcher Lampen bediente.

In der Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde das Rüböl durch einen besser brennenden Stoff, durch das Petroleum ersetzt und durch die Einführung dieses erfuhr die Argandlampe eine weitere wesentliche Verbesserung. Auch die Petroleumlampe ist zur künstlichen Beleuchtung der Pflanzen herangezogen worden. Als erster benutzte eine solche, soweit ich sehe, Famintzin (26, 27, 28), der sehr viel mit künstlichem Licht arbeitete und den Beweis erbrachte, daß künstliches Licht bei keimender Kresse alle die Erscheinungen zu erzeugen vermag, welche bis dahin unter dem Einfluß des Tageslichtes beobachtet worden waren. Diese historische Lichtquelle läßt sich am besten mit einer „Laterna magica“ vergleichen. In einem viereckigen Blechkasten mit dachförmiger oberer Bedeckung standen zwei Petroleumlampen, deren Licht durch einen sphärischen Schirm durch eine vorne im Kasten angebrachte Öffnung geworfen wurde. Durch eine Linse wurden die Lichtstrahlen weiter gesammelt und konnten durch einen zweiten sphärischen Schirm nach unten geleitet werden. Wärmestrahlen waren dabei durch ein Glasgefäß mit parallelen Wänden ausgeschaltet.

Mit der Zeit, in der Famintzin diese Untersuchungen ausführte, sind wir bereits in eine solche gekommen, wo andere Beleuch-

3) Rüböl hat bei einem Verbrauch von 13,9 g in der Stunde eine Lichtstärke von 2,8 Kerzen.

tungsarten sich Geltung verschafft hatten: das Leuchtgas und die Elektrizität.

Des Leuchtgases bediente man sich bei pflanzenphysiologischen Versuchen oft, und zwar in allen den Brennerformen, die man im täglichen Leben gebrauchte. Auch der Argandbrenner fehlt nicht, z. B. Pfeffer (77), Oltmanns (73), Rothert (90) und Fröschel (30) in ihren physiologischen Untersuchungen, selbst das Drummond'sche Licht ist verwandt worden (16, 81). Besonders wichtig wurde eine Erfindung eines neuen Brenners durch Auer von Welsbach (1885). Mit diesem sogenannten Auerbrenner war eine Lampe gewonnen worden, die bei verhältnismäßig geringem Gasverbrauch eine Lichtintensität von 60—90 MK. besaß. Eine solche hohe Lichtstärke konnte, abgesehen natürlich vom elektrischen Bogenlicht lange Zeit keine andere Lampe aufweisen. In der botanischen physiologischen Literatur begegnen wir diesem Brenner auf Schritt und Tritt (45, 71, 58, 13, 1, 4, 36, 82, 83), bis hinauf zu der Zeit, wo Richter (86) ihr durch die Beobachtung, daß auch die geringsten Spuren von Leuchtgas nachträglich auf das Pflanzenleben einwirken können, ihrer weiteren Verwendung ein jähes Ende bereitete.

Heute hat sich in der pflanzenphysiologischen Methodik das elektrische Licht die führende Stellung erworben. Man konnte um so eher auf das Gaslicht verzichten, weil die elektrische Beleuchtungstechnik in den letzten 15 Jahren Erfolge aufzuweisen hat, die in dem Konkurrenzkampf, den das Gas jederzeit mit der Elektrizität geführt hat, das Übergewicht ganz dem letzteren gaben. Wir wollen diese Entwicklung gleich verfolgen. Ich möchte indes zunächst des Bogenlichts Erwähnung tun, des Lichts, das sowohl was seine Intensität, als was seine Farbenzusammensetzung angeht, dem Tageslicht am nächsten stehen dürfte (vgl. die Arbeiten von Gaud (34) und Precht und Stenger (80)).

Ich will hier nur einige Arbeiten nennen, die sich dieses Lichts bedienten. Der erste, der von einer solchen Lichtquelle Gebrauch machte, dürfte Hervé-Mangon (43) gewesen sein, der 1861 an fünf aufeinanderfolgenden Tagen junge Keimlinge je 12 Stunden mit dem Licht einer elektrischen Bogenlampe bestrahlte und fand, daß solche junge Pflanzen bei diesem Licht Chlorophyll zu bilden vermögen. Zu sind dürften weiter die zahlreichen Uutersuchungen von C. William Siemens (19, 100), der in seinem Landhaus in Sherwood Versuche darüber anstellte, wie dauernde elektrische Beleuchtung von einer Intensität von 1400 Kerzen auf das Pflanzenleben wirkt. Angeregt wurde Siemens zu diesen Versuchen durch eine Arbeit Schübeler's (97), der die Wirkung des ununterbrochenen Tageslichts auf die Pflanzen der Polarländer untersucht hatte. In derselben Richtung bewegen sich ja auch die bekannten

Untersuchungen von Bonnier (9, 10), der das Licht elektrischer Bogenlampen dauernd auf Pflanzen wirken ließ. Bekannt sind weiter die heliotropischen Versuche Oltmanns (74), bei denen eine Bogenlampe von 5300 HK als Lichtquelle dienten. Weiter arbeiteten u. a. mit Bogenlicht Stameroff (103), Green (35), Kolkwitz (53), Rowlee (91), Maxikow (63), Blaauw (41), Stoppel (104), Jakoby (44), Karsten (46), Vogt (115), Buder (13), Arizs (1) und Oltmanns (75).

Die zuerst in dem Handel sich befindenden Kohlenfadenlampen waren wohl wegen ihres verhältnismäßig geringen Lichts und ihres hohen Wattgebrauchs weniger beliebt. Die von der Technik oft angesetzten Versuche, die Kohle der Glühlampen durch schwer schmelzbare Metalle zu ersetzen, führten erst durch die Arbeiten von Nernst (1897) und Auer (1900) zu einem gewissen Erfolg. Die nach ihrem Erfinder benannte Nernstlampe hat in den pflanzenphysiologischen Versuchen eine nicht unwichtige Rolle gespielt, sie wurde oft verwandt. Ich verweise u. a. auf die Arbeiten von Nathanson und Pringsheim (67, 83), Guttenberg (37), Thelen (107), Gaßner (31), Buder (13), Blaauw (5), Vogt (115), Noack (70), Nienburg (69) und Heilbronn (41). Heute verschwindet sie auf dem Markte mehr und mehr und damit wird sie auch wohl für den Physiologen erledigt sein. Wir werden noch auf diese Lampe zurückzukommen haben (S. 244). Der Grund, warum diese Lampe heute immer mehr und mehr zurücktritt, dürfte darin liegen, daß die Erfindung von Auer sich als praktisch wertvoller herausgestellt und darum zu höherer Vollkommenheit entwickelt hat. Auer konstruierte die erste Metallfadenlampe, die Osmiumlampe, die wegen des hohen Preises des Osmiums und anderen Gründen sehr schnell aus dem Verkehr wieder verschwand. Sie wurde zuerst durch die Tantallampen und dann fast ausschließlich durch die Osram- resp. Wolframlampen ersetzt, die gegenüber den ersteren einen noch geringeren Wattverbrauch pro Kerze haben (erstere 1,5, letztere nur c. 1, bei der Kohlenfadenlampe im besten Falle 3 Watt). Ein weiterer großer Fortschritt in der Beleuchtungstechnik wurde dann noch im Jahre 1913 durch Einführung einer Lampe erreicht, die einen Wirkungsgrad hatte von nur $^1/_2$ Watt pro Kerze. Auch diese Lampe besitzt einen Glühkörper aus metallischen Osram- resp. Wolfram, der durch den elektrischen Strom zum Glühen erhitzt wird. Indessen befindet sich das Leuchtsystem nicht mehr im Vakuum, sondern in einem in den Glaskörper hineingepreßten Gase (Stickstoff, Argon u. a.), das die Wärme schlecht leitet[4]) und dabei das Metall nicht angreift. Solche Lampen wurden zunächst in einer Lichtstärke von 600—3000 NK hergestellt, doch wurden sehr bald

4) Über die Wärmewirkung der künstlichen Lichtquellen s. Voege (113).

die Grenzen der Ausführbarkeit erweitert. Heute sind die Halbwattlampen mit Lichtstärken von etwa 30 K bis zu 4000 K erhältlich. Lampen mit höherem Licht können ebenfalls hergestellt werden, doch hat sich hierfür der Bedarf bisher als zu gering erwiesen.

Wir haben also in diesen letzten Lampen solche gefunden, welche, was die Lichtstärke angeht, an die bei des Bogenlichts herankommen (vgl. auch die Farbenzusammensetzung dieser Lampe S. 247), welche aber gegenüber diesem eine viel einfachere Installierung, die unbeschränkte Fähigkeit der Einzelschaltung bei 110 Volt, das nicht nötige Auswechseln der Kohlen und vor allem den eines ruhigen Brennens besitzen. Es kann auch nicht zweifelhaft sein, daß die heute noch hohen Preise für die 600-, 1000-, 2000- und 3000 kerzigen Lampen (15, 18, 27 und 36 Mk.) im Laufe der Zeit erheblich herabgesetzt werden. Nach alledem dürfen wir sagen, daß diese Lampen noch in den physiologischen Versuchen eine Rolle spielen werden.

Alle diese neueren Lampentypen sind verwendet worden. Die Tantallampen benutzte z. B. Pfeffer (78) in seinen bekannten Untersuchungen über die Schlafbewegungen der Blattorgane, außerdem Guttenberg (36), Osramlampen (Wotan-, Wolframlampen etc.) finden wir unter anderen in den Untersuchungen von Clark (18), Krones (54), Jakoby (44), Ottenwälder (76), Gaßner (32, 33), Klebs (49), Pfeffer (78), Vogt (114), Kniep (52), Buder (14), Harder (40) und Sierp (101). Viele Autoren sprechen einfach von Glühlampen oder elektrischen Lampen, so z. B. Richter (87, 88), Tröndle (110), Wilschke (122) und Sperlich (19). Gasgefüllte Lampen oder Halbwattlampen wurden neuerdings von Klebs (49), Buder (14), Heilbron (41) und Harder (40) angewandt.

Die großen Fortschritte der Beleuchtungstechnik ermöglichen uns eine viel bessere Beleuchtung bei den physiologischen Versuchen anzuwenden wie dies in früheren Zeiten möglich war, vor allem gestatten sie in weit größerem Maße eine quantitative Untersuchung der Beziehungen der Lichtenergie und dem Leben in Angriff zu nehmen. Noch letzthin wies Oltmanns (75) mit allen Nachdruck für die photonastischen Bewegungen auf die Notwendigkeit hin, die Intensitäten zu variieren und besser, wie dies der Fall gewesen sei, abzustufen. Was für diese Bewegungen gilt, trifft in derselben Weise für viele physiologische Vorgänge zu. Diese notwendige Forderung setzt aber voraus, daß man sich über die gebräuchlichsten Lichtquellen im klaren ist, daß man vor allem weiß, welche Intensität man denn mit diesen Lampen anwendet. Gerade in dieser Hinsicht zeigen viele Arbeiten eine erstaunliche Unklarheit, so daß es unbedingt notwendig ist, dieser Frage einmal näher zu treten.

In sehr vielen der oben angegebenen Arbeiten kam es den Autoren auf eine genaue Kenntnis der Intensität der verwendeten Lichtquellen nicht an, sie geben nur an, daß sie eine Lampe von so und soviel Kerzenstärke verwendet hätten. Es wäre aber sehr wohl möglich, daß solche Angaben einmal zum Vergleich einer quantitativen Untersuchung heranzuziehen seien und dann ergäbe sich die Frage, ob wirklich den Versuchspflanzen auch die angegebene Intensität gegeben wurde. Andere Autoren wollen wirklich untersuchen, wie ein bestimmtes Maß von Licht auf die Versuchsobjekte einwirkt. Wenn in diesem Falle eine und dieselbe Lichtquelle, deren Intensität nicht genau feststeht, in verschiedene Entfernung vom Versuchsobjekt gebracht wird, so läßt sich natürlich nichts dagegen sagen. Man hat dann keine absolute, wohl aber relative, gut vergleichbare Werte. Ganz anders aber wird die Sache, wenn man, wie dies oft der Fall sein wird, gezwungen ist, mit verschiedenen Lampen zu arbeiten. Man verläßt sich dann sehr oft auf die auf den Lampen angegebene Kerzenzahl, in der sicheren Annahme, daß diese Angaben, wenn auch nicht ganz genau, so doch ungefähr die Intensität des Lichtes treffen. Eine solche Vorstellung kann aber zu großen Fehlern Anlaß geben.

Wenn einmal das Photometer, wie dies ja auf der Hand liegt, benutzt wird, um diese Kerzenzahlen festzustellen, so kann man große Überraschungen erleben. Ich will dies durch zwei Beispiele aus der botanischen Literatur belegen, einmal durch die photometrischen Messungen Ottenwälder's (76) und dann durch die Blaauw's (5). Ersterer macht Keimversuche und letzterer untersucht den Einfluß des Lichts auf das Wachstum, beide sind gezwungen das Licht ihrer Lichtquelle senkrecht von oben auf die Versuchsobjekte fallen zu lassen. Die von Ottenwälder benutzte Osramlampe sollte nach den Angaben auf der Lampe eine Lichtintensität von 620 K haben. Er hing nun seine Lampe in einer solchen Entfernung auf, daß sie nach dieser Angabe eine Lichtstärke von 500 K haben mußte. Durch Photometrieren stellte er nun aber fest, daß sie in dieser Entfernung senkrecht unter der Lampe nur 84 K hatte. Wurde die Messung 20 cm von der Senkrechten durchgeführt, so fand er eine Beleuchtungsstärke von 200 K, und in 25 cm eine solche von 228 K. Bei einer 10kerzigen Lampe erhielt er in 100 cm Entferung statt der 10 Kerzen senkrecht nach unten 2,5, 15 cm davon entfernt 3,5 und 20 cm seitlich 4,5 K Beleuchtungsstärke. Die Lichtstärke war also am geringsten senkrecht unter der Lampe und nahm von da aus an seitlich zu, obschon der Abstand von der Lampe größer wurde. In jedem Falle war die ermittelte Zahl bedeutend geringer, als die auf der Lampe angegebene. Ganz anders in dem Fall von Blaauw, der eine hochkerzige Nitralampe (= Halbwattlampe) benützte. Die Lichtstärke dieser Lampe war mit 3000 bis

4000 K ausgezeichnet. Er fand aber die Lichtstärke in der Richtung senkrecht nach unten, also in derselben Richtung, in der Ottenwälder einen viel zu geringen Wert fand, in einer Höhe von 8000 MK, also mehr als doppelt so hoch. Hätte man etwa diese beiden Lampen, also Osram- und Nitralampe, in dieser Orientierung zu einem Versuch benutzt und sich nur nach der auf den Lampen angegebenen Kerzenzahl gerichtet, so hätte man geglaubt zwei Lampen vor sich zu haben, deren Intensität sich ungefähr wie 6 : 1 verhielten, während in Wirklichkeit das Verhältnis der Intensitäten 100 : 1 war. Ein solch enormer Fehler ist also möglich! Man frägt sich unwillkürlich, wie bei diesen beiden modernen Lampenarten ein so großer Unterschied möglich ist.

Aus den eben angeführten Untersuchungen Ottenwälder's ergibt sich eines mit aller Klarheit: die Lichtstrahlen, die von einer Lampe nach allen Richtungen des Raumes ausgestrahlt werden, sind nicht gleich und können erheblich voneinander abweichen. Wir können nun leicht ein die ganze Strahlung einer Lichtquelle charakterisierendes Bild anschaulich machen. Wir stellen zu dem Zwecke die Lichtstärkeeinheit durch eine passend gewählte Länge, etwa 1 cm oder 1 mm dar, dann können wir die von einer Lichtquelle nach allen Seiten ausgehenden Strahlen in jeder Richtung durch Strecken bestimmter Länge ausdrücken. Als Ausgangspunkt der Strahlen wählen wir den Punkt in der Lichtquelle, von dem das gesamte Licht ausgehend angenommen werden kann, den sogenannten photometrischen Mittelpunkt oder Lichtquellpunkt einer Lampe. Tragen wir nun auf allen Strahlen, die von diesem Punkt nach allen Seiten des Raumes ausgehen, die den gemessenen Lichtstärken proportionalen Strecken ab, so liegen die Endpunkte alle auf der sogenannten „photometrischen Oberfläche". Diese Oberfläche schließt einen Körper ein, den man den „photometrischen Körper" oder den „Lichtkörper" der Lampe nennt.

Mit diesem Lichtkörper ist nun ein wichtiger photometrischer Begriff gewonnen, der gleich von einer Lichtquelle ein anschauliches Bild zu geben vermag. In Figur 3 habe ich z. B. einen solchen Lichtkörper einer gewöhnlichen Osramlampe zu einer Hälfte, die andere Hälfte ist weggeschnitten, dargestellt.

Für gewöhnlich gibt man nun nicht den Lichtkörper zur Charakterisierung einer Lichtquelle an, sondern begnügt sich mit der Wiedergabe der Schnittfläche eines solchen Körpers mit der sogenannten „photometrischen Kurve" oder „Lichtverteilungskurve", weil bereits diese Kurve alles Wünschenswerte sagt. Ja bereits die halbe photometrische Kurve genügt; denn für gewöhnlich ist der Lichtkörper der am meisten benutzten Lampen ein symmetrischer Körper[5]), der leicht durch Rotation der halben photo-

5) Man wird die photometrischen Kurven der gewöhnlichsten Lampen finden bei Liebenthal (59), Monasch (66), Reichenbach (85) und Teichmüller (106).

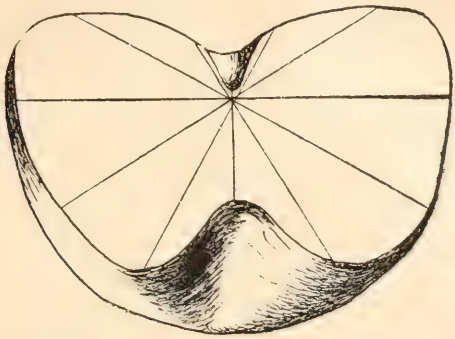


Fig. 3. Halbdurchgeschnittener photometrischer Körper einer Osramlampe.

metrischen Kurve erlangt wird. In der Figur 4 ist die photometrische Kurve des obigen Lichtkörpers, also einer gewöhnlichen Metallfadenlampe, Osramlampe dargestellt.

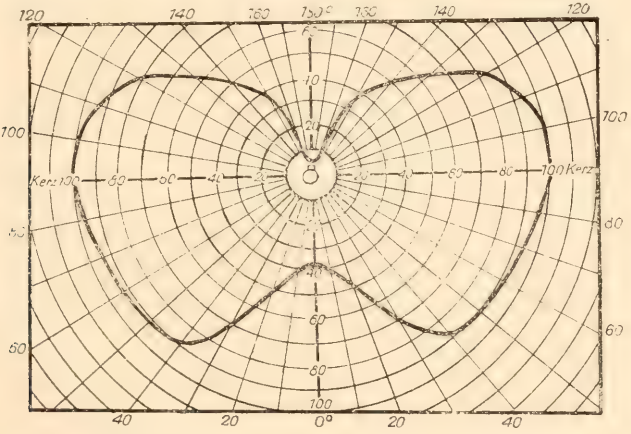


Fig. 4. Photometrische Kurve einer Osramlampe.

Nach dieser Kurve verstehen wir sehr gut die Beobachtung Ottenwälder's, der ja eine Osramlampe zugrunde lag. Eine jede solche Lampe hat ihre maximale Lichtstärke in der Horizontalebene. Bewegen wir uns aus dieser Ebene mehr und mehr heraus nach unten hin, so wird in diesen Richtungen das Licht immer geringer in seiner Intensität. Direkt senkrecht unter der Lampe ist aber diese Intensität am geringsten, wie dies Ottenwälder ja auch fand.

Wir ersparen uns noch die Erklärung des Begriffs der Kerzenzahl einer Lampe und wollen erst noch auf das hinweisen, was aus der gewonnenen Erkenntnis für pflanzenphysiologische Versuche sich ergibt. Zunächst ist es nicht gleichgültig wie man die Versuchsobjekte zur Lichtquelle orientiert. So wollte, um dies durch

ein Beispiel zu erläutern, Tröndle (110) durch seine Versuchsanordnung in seiner Arbeit über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut doch sicherlich etwas anderes, als er erreicht hat, wenn er eine 32-kerzige Lampe so aufstellt, daß ihre Längsachse in die Horizontalebene fiel, und die montierten Zweige dabei so orientiert wurden, daß die zur Untersuchung kommenden Blätter unmittelbar in der Nähe der verlängerten Birnenachse möglichst senkrecht zur Lichtrichtung standen. Durch das Horizontallegen seiner Birne wollte er doch sicherlich den Versuchszweigen die größtmöglichste Intensität geben. Man konstruiere sich nur einmal den Lichtkörper und man wird erkennen, daß dieses nicht der Fall ist, ja daß diese Anordnung der Lampe für den Versuch sehr ungeeignet war.

Sehr oft wird man gezwungen sein, seine Lichtquelle senkrecht über den Versuchsobjekten anzubringen (z. B. bei Keimungs- und Wachstumsuntersuchungen). Will man den Pflanzen dann eine recht hohe Intensität geben, so greift man unwillkürlich zu hochkerzigen Lampen. Oft hat man dann hochkerzige Osramlampen gewählt (Gaßner (32, 33), Krones (54)), deren Lichtverteilungskurve wir eben kennen lernten. Diese nun sind aber so ohne weiteres, wie wir gesehen haben, nicht zu gebrauchen; denn gerade an der Stelle, wo wir das Licht gebrauchen, in der Lampenachse, finden wir eine Verringerung, die wohl 70—85 % des Höchstwertes betragen kann. Verläßt man sich auf die auf den Lampen angegebenen Zahlen, so gibt man in Wirklichkeit den Versuchsobjekten eine Intensität, die man viel einfacher und vor allem viel billiger geben kann. Die Ersparnisse können bei solchen hohen Intensitäten recht große sein, wie dies durch das folgende Beispiel erläutert werden mag.

Eine 600-kerzig ausgezeichnete Osramlampe ergab nach meinen Messungen bei 220 Volt 2,1 Amp., also ist der stündliche Verbrauch dieser Lampe 462 Watt. Berechnen wir nun etwa die Ersparnisse auf einen Tag. Wenn die Lampe 24 Stunden brennt, so hat sie 11088 Watt verbraucht. Eine Kilowattsunde kostet bei uns hier 48 Pfg., mithin kostet diese Lampe an einem Tag ungefähr 5 Mk. Strom. Senkrecht unter der Lampe empfangen die Versuchsobjekte aber nur eine Lichtstärke von, rechnen wir ganz hoch, 150 Kerzen, wenn wir etwa alles auf ein Meter Entfernung beziehen. Eine 100 Wattlampe würde uns diese Lichtstärke genau so liefern können, ja vielleicht sogar eine Lampe mit geringerer Kerzenzahl. Eine 100 kerzige Wattlampe gebraucht in 24 Stunden aber nur 2,4 Kilowatt, also für 1,15 Mk. Strom. Die Ersparnisse an elektrischem Licht würden also in diesem Falle 3,85 Mk. täglich betragen. Diese Zahlen zeigen bereits, welche enormen Ersparnisse bei einem vorhergehenden Studium der Lichtquellen zu erreichen sind. Abgesehen da-

von sind die Osramlampen für senkrechte Strahlungen nach unten so ohne weiteres angewandt recht unpraktisch, weil direkt nebeneinander liegende Samen ganz ungleiche Lichtmengen empfangen, es sei denn, daß man das Licht durch geeignete Reflektoren, von denen gleich die Rede sein wird, in der richtigen Weise verteilt.

Nach den bisherigen Angaben könnte vielleicht der Eindruck entstanden sein, als bedeute die auf der Lampe angegebene Zahl etwas ganz willkürliches. Das ist nun nicht der Fall. Allerdings können wir auch jetzt, wo wir den Begriff der photometrischen Kurve gewonnen haben, nicht so einfach die Frage beantworten, was die auf der Lampe angegebene Kerzenzahl bedeutet, und zwar deshalb nicht, weil man sich auf eine einheitliche Definition dieses Begriffes nicht geeinigt hat.

Ursprünglich, als es unter den elektrischen Lampen nur einen einheitlichen Typ, die Kohlenfadenlampen gab, war dies einfach. Man verzeichnet auf den Lampen die sogenannte „horizontale Lichtstärke", also die Lichtintensität in der Horizontalebene, die ja bei diesen Lampen, wie wir aus der photometrischen Kurve sofort ersehen, die maximale Lichtstärke der Lampen bedeutet. Auch die gewöhnlichen Metallfadenlampen sind, wie die Figur 5 zeigt, gut in

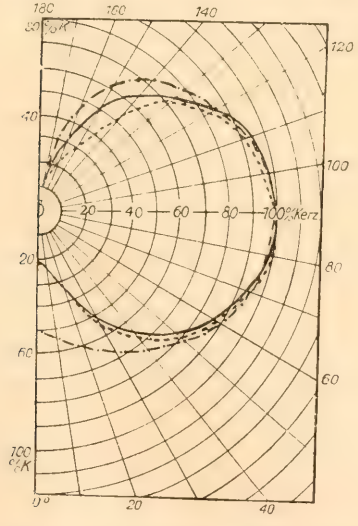


Fig. 5. Lichtverteilungskurve von
——— Wolframlampen
– – – Tantallampen
—.—.— Kohlenfadenlampen

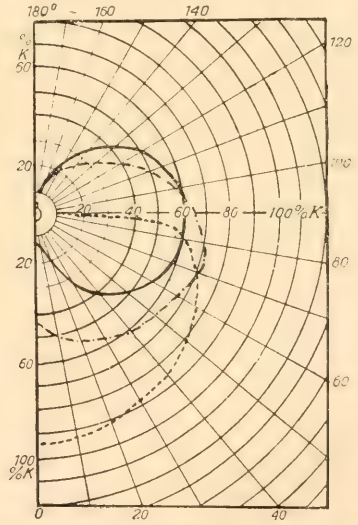


Fig. 6. Lichtverteilungskurve von Nernstlampen
——— Vertikalbrenner
– – – Horizontalbrenner
—.—.— Bügelbrenner

derselben Weise zu definieren, denn ihre Lichtverteilung ist eine ganz ähnliche, wie sie die Kohlenfadenlampen auch besitzen.

Die Berechtigung dieses Maßes ging nun aber verloren, als Lampen in den Handel kamen, die eine völlig andere Lichtver-

teilung hatten. Bei der Nernstlampe ergaben sich zum ersten Male Schwierigkeiten. Statt des in der Richtung der Lampenachse langgestreckten Leuchtsystemes der Kohlenfadenlampe wurden bei der Nernstlampe horizontal, vertikal und bügelförmig angeordnete Leuchtkörper benutzt. Die verschiedenen Lichtverteilungskurven dieser drei Typen sind in der Figur 6 wiedergegeben.

Die Nernstlampe ist darum auch niemals unter der Angabe der Kerzenzahl verkauft worden. Sie wurden wie die Bogenlampen nach der Ampèrezahl ($^1/_4$-, $^1/_2$- und 1-Ampèrelampe) in den Handel gebracht. Hier konnte man sich also noch helfen. Ganz anders wurden die Dinge aber, als Ausführungsformen der Osram- resp. Wolframlampen auf den Markt kamen, mit von den übrigen Metallfadenlampen abweichenden Leuchtsystemen: der Spiraldraht-, Focus- und neuerdings der sogenannten Halbwattlampe. Ja nicht allein, daß nun noch andere von den gezeichneten Lichtverteilungskurven vergleichbar bewertet werden müssen, die Kurven wechseln auch von Lampenart zu Lampenart bei Erzeugnissen desselben Herstellers und Lampen gleicher Sorte sind oft durchaus unvergleichbar, da die Leuchtsysteme und damit die Lichtverteilungskurven bei verschiedenen Fabrikaten voneinander abweichen.

Dies sind Schwierigkeiten, die sich einer einheitlichen Bezeichnung entgegenstellen, mit denen die Beleuchtungstechnik lange gerungen und auch heute noch ringt. Viele schlagen vor, man solle die mittlere „sphärische Lichtstärke", also das Mittel aus allen Strahlen, als die Lichtstärke einer Lichtquelle ausgeben und in der Tat finden wir bei einer Anzahl Fabriken diese Benennung bereits vor. Andere wollen die sogenannte „mittlere untere hemisphärische Lichtstärke" als Bezeichnung eingeführt wissen. Wieder andere geben einfach die Zahl der Watt, die die Lampe verbraucht, an und sehen ganz von der Kerzenstärke ab. Diese in anderen Ländern (Amerika) bereits gebräuchliche Bezeichnung dürfte sich auch bei uns durchsetzen. Für wissenschaftliche Zwecke wäre sie weitaus am geeignetsten. Wir müssen weiter bedenken, daß wir in Deutschland alles auf die sogenannte Hefnerkerze als Einheit zurückführen. Diese gilt aber beispielsweise nicht für England und Frankreich. Alle Bestrebungen zur Herbeiführung einer Einheitskerze sind an dem Widerstand dieser beiden Länder gescheitert. Die englische und französische Einheit sind etwa 10 % größer als die im übrigen Europa anerkannte Hefnerkerze [6]).

Kurz und gut, Klarheit in der Bezeichnung herrscht nicht und mit den Angaben auf den Lampen ist bei wissenschaftlichen Untersuchungen nichts anzufangen. Es dürften die Ausführungen zur Genüge ergeben haben, daß die größten Fehler entstehen können,

6) Über Lichteinheiten vgl. Monasch, Lehrbuch der Photometrie 1912.

wenn man sich, wie dies hier und da geschieht, einfach auf die Angaben bezieht, die auf den Lampen gemacht sind. Aber auch die Bezeichnung, die man so oft liest, „die Lichtintensität der Lampe wurde mit so und so viel Kerzen festgestellt", ist aus demselben Grunde unzulässig. Oft wird hier der Fall vorliegen, daß das botanische Institut nicht die notwendigen Meßinstrumente besitzt, und daß irgendein Physiker die Bestimmungen ausführt. Dieser wird dann aber unter Umständen die horizontale Lichtintensität bestimmen, die vielleicht gar nicht bei den Versuchen gebraucht wird. Es würde mich zu weit führen, wenn ich die oben angeführten Arbeiten alle auf die Brauchbarkeit der Zahlenangaben der Lichtintensität durchgehen wollte. Ich begnüge mich damit, eindrücklichst betont zu haben, daß es für alle Intensitätsangaben notwendig ist, den Lichtstrahl oder bei Flächenbeleuchtung das in Betracht kommende Flächenstück des photometrischen Körpers mittels eines geeigneten Photometers zu bestimmen.

Wir dürfen diese Ausführungen über die Lichtverteilung nicht verlassen, ohne noch kurz auf zwei Dinge unsere Aufmerksamkeit gerichtet zu haben. Dies sind die Veränderungen der photometrischen Kurve einer Lampe einmal hervorgerufen durch Reflektoren, dann durch den Gebrauch der Lampe.

Alle Angaben, die bis jetzt über die Lichtverteilung gemacht worden sind, bezogen sich auf Lampen ohne Armaturen und Reflektoren. In der folgenden Abbildung (Figur 7) ist, um ein Beispiel zu geben, die Lichtverteilungskurve einer Wotan-Halbwattlampe für 1000 Watt mit zickzackgeführter Leuchtspirale einmal ohne Armatur, sodann in einer Armatur mit Klarglasglocke und schließlich in einer Armatur mit Opalglasglocke, alles bezogen auf den mittleren Horizontalwert der nackten Lampe gleich 100 % aufgezeichnet.

Aus der Figur ergibt sich ohne weiteres die große Bedeutung solcher Reflektoren. Wir können mit ihnen die Lichtintensität an bestimmten Stellen des Raumes, die für den Versuch in Betracht kommen,

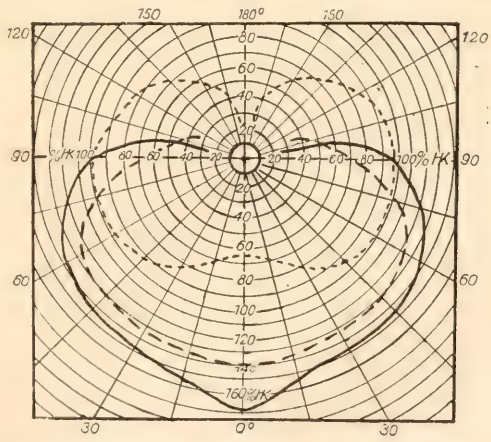


Fig. 7. Lichtverteilungskurve einer Halbwattlampe für 1000 W 110 V mit im Zickzack geführter Leuchtspirale
– – – – ohne Armatur
——— in Armatur mit Klarglasglocke
— — — „ „ „ Opalglasglocke
bezogen auf den mittleren Horizontalwert der nackten Lampe = 100 %.

wenn dies notwendig ist, verstärken. Auch Lampen, wie die oben erwähnten Osramlampen können so auch senkrecht unter der Lampe eine recht hohe Intensität bekommen. Solche Reflektoren sind sicherlich in der einen oder anderen der oberen Arbeiten verwendet worden, ohne daß dies ausdrücklich erwähnt ist. In den oben ausgeführten Versuchen von Klebs (48) über das Treiben der Buche sagt dieser, daß über der 1000 kerzigen Lampe eine Zinkblechscheibe von 64 cm Durchmesser angebracht war, „so daß die unter der Lampe befindlichen Pflanzen auch reflektiertes Licht empfingen". Diese Blechscheibe wird sicherlich sehr von Einfluß auf die an und für sich ungeeignete Lampe bei der gewählten Versuchsanstellung gewesen sein, so daß jedenfalls in den Versuchen die Pflanzen doch die gewünschten Intensitäten empfingen. Ein eigentlicher Reflektor oder eine der obigen entsprechende Armatur hätte in den Versuchen Kleb's sicherlich dem Zweck besser entsprochen. Bei Anlegung eines Lichtraumes, wie ihn Pfeffer (78, S. 300) zuerst beschreibt, dürfte die richtige Auswahl der Reflektoren wohl zu überlegen sein[7]).

Weiter muß noch erwähnt werden, daß die künstlichen Lichtquellen, allen voran die heute am meisten benutzten elektrischen, durch den Gebrauch in ihrer Intensität ständig nachlassen. Diese Tatsache dürfte vor allem in den Versuchen zu berücksichtigen sein, die sich auf eine längere Zeit hinziehen. Wie eine Lampe in der Intensität abnimmt, darüber gibt der Begriff der Lebensdauer einer Lampe einen, wenn auch nur rohen Ausdruck. Unter dieser versteht man nämlich die Zeit, die die Intensität der Lampe um 20% herabdrückt. Bei der Abnahme der Intensität wird natürlich der Wattverbrauch einer Lampe ein höherer, so daß aus Gründen der Billigkeit es sich zumeist empfiehlt, eine Lampe nach einer bestimmten Zeit durch eine neue zu ersetzen. Wie die Abnahme der Intensität resp. die Zunahme der Wattzahl erfolgt, sei durch die folgende Kurve erläutert, die einem Aufsatz von Bloch (7) über Straßenbeleuchtung mit Nitralampen entnommen ist. Diese Figur gibt den Durchschnitt von 31 verschiedenen Nitralampen verschiedener Typen wieder.

Auch hieraus dürfte sich wieder klar ergeben, wie notwendig bei physiologischen Lichtversuchen photometrische Messungen sind. Ohne solche Messungen kommt man nun einmal nicht aus.

Im Anschluß an diese Notwendigkeit erhebt sich die weitere wichtige Frage nach der praktischen Bestimmung der Lichtintensität. Diese Frage führt uns gleich zu der weiteren nach der Farbenzusammensetzung der verschiedenen in Betracht kommenden künstlichen Lichtquellen. Zwei monochromatische oder auch zwei gleich-

7) Vgl. die lichttechnischen Studien von Halbertsma (38).

artig zusammengesetzte Lichtquellen lassen sich gut miteinander vergleichen. Jedes der vielen im Laufe der Zeit konstruierten Photometer wird diese Aufgabe mit relativ großer Genauigkeit lösen. Auch die bei den Botanikern so beliebten photographischen Lichtmesser, die auf der Bunsen-Roscoe'schen Methode beruhen, wie das Wynnes-Photometer, das Heyden'sche oder Wunne'sche Aktinometer etc. können hier in gleich vorteilhafter Weise benutzt werden.

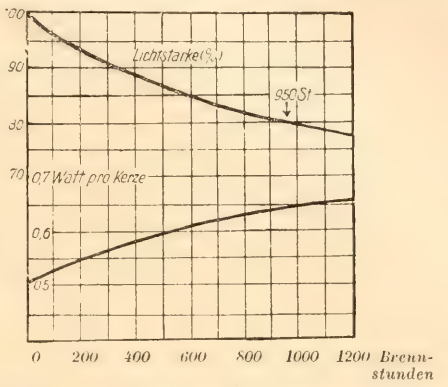


Fig. 8. Änderung der Lichtstärke und des Wattverbrauchs pro Kerze.

Ganz anders wird dies aber, wenn man zwei ungleichartig zusammengesetzte Lichtquellen zu vergleichen hat, das Licht einer künstlichen Lichtquelle mit dem Tageslicht etwa, wie dies in sehr vielen pflanzenphysiologischen Versuchen notwendig sein wird. In diesem Falle würde ein Wynnes'scher oder ähnlicher Lichtmesser gänzlich versagen und vollkommen ungenaue Vergleichswerte liefern. Dies dürfte sich bereits aus meinen Ausführungen über die Photometrie des Tageslichts vermittels der Wiesner'schen Methode ergeben. Dasselbe gilt auch für den Vergleich zweier künstlicher Lichtquellen, denn diese können eine ganz verschiedene spektrale Zusammensetzung haben. Sehen wir sie uns daraufhin nur einmal an.

Für die verschiedenen künstlichen Lichtquellen kommt für uns zunächst eine Untersuchung von Voege (112) in Betracht. In dieser Arbeit werden Petroleumlicht, elektrisches Glühlicht der Kohlenfadenlampen, die Osmiumlampe und das Auerlicht in ihrer Farbenzusammensetzung verglichen. Das Petroleumlicht enthält nach diesen Untersuchungen erheblich mehr rote Strahlen als das elektrische Glühlicht, ist dagegen in demselben Verhältnis ärmer an blaugrünen Strahlen. Im Licht der Osmiumlampe, mehr noch in dem der Nernstlampe und am meisten in dem Auerlicht, überwiegen die grünblauen Strahlen, während dagegen das Licht des Kohlenfadens reicher an roten und dunkelroten Strahlen ist. Dabei hängt allerdings beim Glühlicht dieser Gehalt ab von der Spannung. Bei 7,5 % Überspannung hat das Licht etwa dieselbe Zusammensetzung wie das der Osmiumlampe. Bei weiterer Überspannung überwiegen bei der Glühlampe die blaugrünen Strahlen. Die Nernstlampe stimmt im Blaugrünen mit der Glühlampe überein, im Roten bleibt sie dagegen hinter der Glühlampe zurück. Die starke blaue

Farbe des Nernstlichts gegenüber der Kohlenfadenlampe und der Osmiumlampe erklärt sich also durch das Überwiegen der grünen und der blauen Strahlen, sowie durch die geringe Intensität im roten Teil des Spektrums. Mit dem Auerstrumpf verglichen, sieht dagegen das Licht der Nernstlampe direkt rot aus. Dem Auerlicht fehlen eben die roten Strahlen in noch bedeutend höherem Maße, während die grünblauen ebensosehr überwiegend sind.

Das oft benützte Wolframlicht ist spektrometisch von Nicols (68) mit dem Tageslicht verglichen worden. Diese Arbeit war mir nicht zugänglich. Ich setze deshalb das, was Klebs (48, S. 59), der diese Arbeit gesehen, darüber sagt, wörtlich hierher. „Setzt man die Intensität beider Lichtquellen bei $\lambda = 590\ \mu\mu$ gleich, so ergeben sich folgende Werte für das Verhältnis bei anderen Wellenlängen:

Wellenlänge in $\mu\mu$	$\frac{\text{Wolframlicht}}{\text{Himmelslicht}}$
700	1,59
650	1,278
590	1
550	0,755
500	0,566
460	0,422
420	0,347

Daraus folgt, daß das Verhältnis von Himmelslicht zu Wolframlicht — die Intensität bei 590 $\mu\mu$ gleichgesetzt — für 700 $\mu\mu$ = 0,6, für 500 $\mu\mu$ = 1,8, für 420 $\mu\mu$ = 3 ist. Das Wolfram- resp. Osramlicht ist also relativ reicher an roten Strahlen und wesentlich ärmer an blauvioletten Strahlen“. Nach diesen Angaben steht das Wolframlicht dem Osmium, das wir oben kennzeichneten, nicht fern. Das stimmt auch überein mit dem, was Bloch (6) in einem kurzen Aufsatz über die Farben des Lichts unserer künstlichen Lichtquellen über diese Lampen sagt. In diesem Aufsatz sind für alle gebräuchlichen Lichtquellen das Verhältnis des roten Lichts zum grünen Licht und des blauen zum grünen ermittelt. Speziell für die elektrischen Glühlampen wird der Satz aufgestellt, daß mit fallendem spezifischen Effektverbrauch das Licht der verschiedenen Glühlampenarten dem Tageslicht sich mehr nähert, indem es an Rot verliert und an Blau gewinnt. Folgende Zahlen mögen dies erläutern:

				rot / grün	blau / grün
1. Kohlenfadenlampe	für 3,5	Watt/HK		330	43
2. Tantallampe	„ 1,7	„	„	300	47
3. Metalldrahtlampe	„ 1,0	„	„	256	53
4. Metalldrahtlampe	„ 0,8	„	„	245	55,5

Dasselbe gilt nun auch weiter für die hochkerzige Drahtlampe für 0,5 Watt/HK. Wir verdanken Vránek (116) eine eingehende Untersuchung der spektroskopischen Verhältnisse dieser Lampen. Ich gebe die Ergebnisse dieser Untersuchungen in der Form der nächsten graphischen Abbildung (Figur 9) wieder, wobei die Wellenlänge auf der Abszissenachse, die relativen Lichtstärken auf der Ordinatenachse aufgezeichnet sind. Die zu diesem Versuch verwandten Lampen waren Osram-Azo-Lampen der deutschen Auergesellschaft in Berlin und zwar die für physiologische Versuche sich sehr eignende Osram-Azo-Projektionslampe, deren Leuchtkörper auf einer kleinen Fläche konzentriert ist und fast das gesamte Licht in einer Richtung aussendet. Zum Vergleich wurde eine selbstregulierende Bogenlampe, eine Nernstlampe und die Hefner-Einheitslampe, die Amylazetatlampe herangezogen.

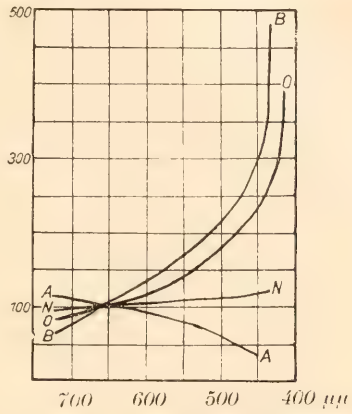


Fig. 9. $A - A$ Amylazetatlampe (Hefnereinheit)
$N - N$ Nernstlampe
$O - O$ Osram-Azolampe
$B - B$ Bogenlampe.

Diese graphische Darstellung zeigt uns, daß die hochkerzigen gasgefüllten Halbwattlampen in ihrer Farbenzusammensetzung sehr nahe an das Bogenlicht herankommen, das seinerseits unter den künstlichen Lichtquellen dem Tageslicht am nächsten steht. Gegenüber dieser Lampe tritt die Nernstlampe, was Reichtum an kurzwelligen Strahlen angeht, ganz zurück.

In diesem Zusammenhang sei auch der Quecksilberdampflampe Erwähnung getan, die gelegentlich bei pflanzenphysiologischen Versuchen benutzt worden ist, so z. B. von Pfeffer (78) und Thelen (107). Eine genaue Beschreibung dieser Lampen wird in dem Aufsatz v. Euler in Abderhaldens Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden „Untersuchung biochemisch wichtiger Lichtwirkungen“ gegeben. Das Licht dieser Lampen besitzt kein kontinuierliches Spektrum, sondern besteht nur aus den Spektrallinien des Quecksilberdampfes (vgl. die Abbildung in Thelen (107) S. 16). Rot fehlt fast vollständig, während grün und violett hervortreten. Besonders reich ist diese Lampe an ultravioletten Strahlen, von denen solche bis zu einer Wellenlänge von 253 $\mu\mu$ festgestellt sind.

Wir dürfen diese Ausführungen über die Farbenzusammensetzung der gebräuchlichsten bei pflanzenphysiologischen Versuchen benützten Lichtquellen nicht verlassen, ohne noch mit Nachdruck auf eine Erscheinung hingewiesen zu haben, daß nämlich einmal die spektrale Helligkeitsverteilung von Lampen verschiedener Pro-

venienz ganz verschieden sein kann, und daß weiter ein und dieselbe Lampe mit dem Altern der Lampen ziemlich stark, mitunter sehr stark ändert. Vránek (116), dessen Untersuchungen wir eben Erwähnung taten, hat eine 50 kerzige Osramlampe für 110 Volt spektrophotometriert und dann durch Steigerung der Spannung die Lampen künstlich gealtert. Diese Steigerung konnte bis 47,3% der ursprünglichen (monochromatischen) Lichtstärke vorgenommen werden, ehe die Lampe durchbrannte. Ferner wurden zwei 50-kerzige Lampen Marke „Metallum" der Firma Joh. Kremenesky, Wien, spektrophotometriert, eine frische und eine „natürlich" gealterte, welche zwei Jahre im Gebrauch war und deren Lichtstärke bei 630 $\mu\mu$ durch Vergleich mit dem Mittelwert aus drei frischen Lampen zu 12,7% des ursprünglichen Wertes gefunden wurde. Aus der Figur 10 sind die Ergebnisse dieser Messungen zu ersehen.

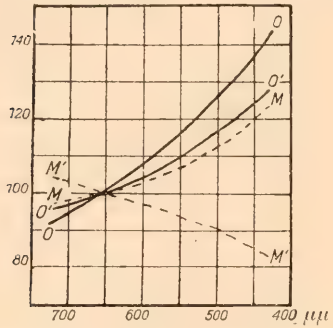


Fig. 10. $O - O$ Osram frisch
$O' - O'$ Osram gebraucht
$M - M$ Metallum frisch
$M' - M'$ Metallum gealtert.

Auch in dieser Hinsicht sind die gasgefüllten Lampen anderen Metallfadenlampen gegenüber überlegen; denn durch die Anwesenheit des Gases wird die Zerstäubung und damit die Farbenveränderlichkeit stark herabgesetzt.

Die Zusammenstellung alles dessen, was wir von der spektroskopischen Zusammensetzung unserer künstlichen Lichtquellen wissen, zeigt uns, daß diese sich recht verschieden verhalten können. Die Photometrie dieser wird zumeist eine heterochrome sein. Diese birgt nun aber große Schwierigkeiten in sich (vgl. die Ausführuug in dem Weyl'scher Handbuch für Hygiene von Reichenbach „Die Beleuchtung" und die diesbezüglichen Ausführungen von Monasch in seinem Lehrbuch der Photometrie). Die Aufgabe ist nämlich so keine rein physikalische mehr, sondern sie ist in das Gebiet der Physiologie hinüber getreten (siehe hierüber Stuhr (105, S. 5ff. und die dort angegebene Literatur). Eine objektive Photometrie gibt es nicht. Die Aufgabe einer solchen bestände in Energiemessungen, auf Grund deren sich die Helligkeit der Lichter bestimmen ließe. Dabei geht man aber von der Voraussetzung aus, daß die Beziehungen zwischen strahlender Energie und subjektivem Helligkeitseindruck, wie dies Krüß (55) besonders betont hat, bekannt sind. Gerade aber diese Bedingung ist schwer zu verwirklichen. Hier kommen dann gleich die Schwierigkeiten der heterochromen Photometrie wieder zum Vorschein. Wie die Dinge liegen, kommen wir an der Tatsache nicht vorbei, daß

das Auge als Helligkeitsmesser verwandt wird, daß also jede Photometrie mehr oder weniger subjektiv bleibt.

Bei pflanzenphysiologischen Untersuchungen ist das Weber'sche Photometer am meisten benutzt worden (Blaauw (4, 5), Arizs (1), Lehmann (58), Ottenwälder (76), Wilschke (122) u. a.). Die bei diesem Photometer angewandte Methode beruht auf Einstellung auf gleiche Sehschärfe. Außer diesem Prinzip hat sich u. a. noch ein anderes Geltung verschafft: Das Aufhören des Flimmerns bei verschiedener Beleuchtung des Gesichtsfeldes. Letzteres ist in den Flimmerphotometern verschiedener Konstruktion (Rood (89), Bechstein (3) u. a.) verwirklicht worden.

Bei dem von Botanikern wegen seiner Handlichkeit und Bequemlichkeit bevorzugten Weber'schen Photometer ist die Schwierigkeit, daß die eine Beleuchtung erzeugende Lichtquelle andere Farben als die Vergleichslampe besitzt, dadurch zu umgehen versucht, daß man die Beobachtung auf einen bestimmten Spektralbezirk beschränkt. Durch ein vorgeschaltetes rotes Glas gilt die Messung natürlich nur für diesen Teil des Spektrums. Dieser Wert gibt kein Bild des Gesamtlichtes; denn die Lichtquelle kann relativ mehr rot enthalten als die Vergleichsquelle und umgekehrt. Der Wert ist also entweder zu groß oder zu klein. Um den wahren Wert zu bekommen, muß dieser mit einem Faktor k multipliziert werden, der entweder größer oder kleiner als 1 ist. Dieser Faktor wird nun so bestimmt, daß die mit seiner Hilfe gefundenen Werte gleich angeben, wieviel Kerzen die untersuchte Lichtquelle in bezug auf Sehschärfe äquivalent ist (die Bestimmung dieses Faktors siehe bei Weber (118, 119), Reichenbach (85) und Liebenthal (52)).

Dieser Faktor gilt streng genommen nur dann, wenn die zu untersuchende Lichtquelle die gleiche Farbe hat, wie diejenige, mit der er gefunden ist. Wir müßten also eigentlich, da diese Voraussetzung wohl niemals ganz zutreffen wird, den Faktor jedesmal neu bestimmen. Dieses ist nun aber nicht nötig. Weber zeigt nämlich, daß die für die Größe von k ausschlaggebende Färbung der Lichtquelle mit hinreichender Genauigkeit durch das Verhältnis der Ablesung im roten und grünen Licht ausgedrückt werden kann. Für jeden möglichen Wert des Quotienten rot/grün hat er ein für allemal den Reduktionsfaktor k experimentell festgelegt und in Tabellen zusammengestellt. Die niederen Werte dieser Faktoren von 0,3—1,7 wurden an Glühlampen gewonnen, die höheren an elektrischem Bogenlicht. In der praktischen Beleuchtungstechnik werden diese Faktoren auch ohne weiteres für andere Lampen benutzt und es scheint dies auch ohne großen Fehler möglich zu sein; denn eine Untersuchung des Gaslichtes und des spektroskopisch sehr abweichenden diffusen Tageslichtes von Stuhr (105)

ergab Werte für k, die nur wenig von den von Weber angegebenen Werten abweichen.

Es gibt außer diesen oder ähnlichen, etwas genauer arbeitenden, dafür aber im Bau komplizierteren und darum teueren Photometern, die aber im übrigen auf demselben Prinzip beruhen, meines Wissens nur das Flimmerphotometer, das für unsere Zwecke in Betracht käme. Aber auch dieses hat den Nachteil, daß es mit zunehmender Farbenverschiedenheit der beiden zu vergleichenden Lichtquellen ungenauer wird.

Wir dürfen danach wohl sagen, daß das Weber'sche Photometer den heutigen Bedürfnissen weitgehend Rechnung trägt. Letzthin hat Buder (5, S. 116) die Brauchbarkeit dieses Instruments für botanische Zwecke angezweifelt. Soviel aus der kurzen Anmerkung Buder's zu ersehen ist, richtet sich dieser vor allen gegen die mit dem Weber'schen Photometer über die Benzinflamme gehenden Relativwerte und damit gegen alle Photometer. Aber es muß dann gefragt werden, wie exaktere Relativwerte zu erhalten sind. Es wäre sehr schön, wenn wir die Benzinflamme umgehen könnten. Ich glaube indes, daß diese Forderung nicht so einfach zu verwirklichen ist. Ich denke, daß meine Ausführungen zur Genüge ergeben haben, daß auch die anderen künstlichen Lichtquellen, vornehmlich die elektrischen etwas sehr Veränderliches sind. Eine Überspannung des Stromes kann die Gesamtintensität und auch die Farbenzusammensetzung wesentlich ändern, und vor allem hörten wir, daß ein und dieselbe Lampe durch den Gebrauch etwas ganz anderes wird, als sie zu Anfang war. Vermeiden wir mit anderen Worten die Vergleichsflamme, so nehmen wir „den ruhenden Pol in der Erscheinungen Flucht". Nach meiner Ansicht ist es kein Fehler, auch zur Gewinnung von relativen Werten den Weg über die Vergleichslampe zu nehmen, um eben in die ganzen Messungen etwas Konstantes zu bringen. Abgesehen davon wird man in sehr vielen Fällen gezwungen sein, verschiedenartige Lichtquellen zu vergleichen. Dies geht dann aber nur über die Vergleichslampe, und in diesem Falle wird das Weber'sche Photometer, so wie die Dinge liegen, gute Dienste leisten.

Es wäre sehr zu wünschen, wenn die Lampen, die für Lichtuntersuchungen verwandt werden, nicht beliebig gekaufte Lampen wären, sondern wenn bei der Herstellung dieser mit aller Sorgfalt auf alles geachtet würde, was zu beachten ist, wenn mit anderen Worten die Lampen für wissenschaftliche Untersuchungen ad hoc hergestellt würden. Die großen Fortschritte der Beleuchtungstechnik geben uns die Hoffnung, daß auch in dieser Hinsicht weitere Fortschritte zu erwarten sind.

Wir versuchten bei unserer Darstellung historisch vorzugehen und konnten die schrittweise Entwickluug in ihren einzelnen Phasen bis zur heutigen Stunde verfolgen. Wir sind sicherlich einen ganz erheblichen Schritt weitergekommen und haben heute in den elektrischen Halbwattlampen eine Lichtquelle, die für die wissenschaftlichen Untersuchungen zu den besten Hoffnungen berechtigt. Wenn wir uns auch durchaus klar sind, wie in verschiedener Richtung diese Lichtquellen noch feiner ausgebaut werden können, so werden doch zweifellos mit den heutigen Hilfsmitteln noch große Fortschritte zu erwarten sein, die unsere Kenntnisse über die Beziehungen des Lichts zum Leben der Pflanze wesentlich erweitern werden.

Literatur.

1. Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. Trav. Bot. Neérl. Bd. 12 1915.
2. Baar, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien Math.-nat. Kl. Bd. 121 1912.
3. Bechstein, W., Ein neues Flimmerphotometer. Zeitschr. f. Instr. Bd. 25 1905.
4. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. Trav. Bot. Neérl. Bd. 5 1909.
5. — Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. Bd. 6 1914.
6. Bloch, L., Die Kennzeichnung der Farbe des Lichtes. Journ. f. Gasbeleuchtung. Bd. 57 1914.
7. — Straßenbeleuchtung mit Nitralampen. Mitt. d. Ver. d. Elektr. Nr. 157 1914.
8. Bonnet, Ch., Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. Bd. II 1779.
9. Bonnier, J., Influence de la lumière electrique continue et discontinue sur la structure des arbres. Compt. rend. Bd. 115 1892.
10. — Influence de la lumière electrique sur la structure des plantes herbacées. Compt. rend. Bd. 115 1892.
11. Bovie, W. T., The action of Schumanns rays on lifing organism. Bot Gaz. Bd. 61 1916.
12. — The visible effects of the Schumann rays on protoplasm. Bot. Gaz. Bd. 59 1915.
13. Buder, J., Zur Kenntnis des *Thiosprillum jenense* und seine Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56 1915.
14. — Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58 1917.
15. Bunsen und Roscoe, Photometrische Untersuchungen. Poggend. Ann. Bd. 117 1862.
16. De Candolle, C., Etude de l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleures. Arch. des Sc. phys. et nat. Genève. Bd. 28 1892.
17. De Candolle, M. A. P., Physiologie végétale. Bd. 2 1832.
18. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. Bd. 5 1913.
19. Dangers, P., Der Einfluß des Lichtes auf die Pflanzenwelt. Fühl. Landwirtsch. Zeit. 1880.
20. Deherrain et Maquenne, L., Sur la decomposition de l'acide carbonique par les feuilles eclairées par des lumières artificielles. Ann. agrom. Bd. 5 1880.
21. Detmer, W., Über den Einfluß verschiedener Lichtintensitäten auf die Entwicklung einiger Pflanzen. Landw. Versuchst. Bd. 16 1873.

22. Dorno, C., Studie über Licht und Luft im Hochgebirge. Vieweg & S. Braunschweig 1911.
23. Duhamel, M., La physique des arbres. Bd. 2 1758.
24. Esmarch, v., Die Tageshelligkeiten in Göttingen im Jahre 1906. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 58 1908.
25. Euler, H. v., Untersuchungsmethoden biochemisch wichtiger Lichtwirkungen. Abderhaldens Handbuch der biochem. Arbeitsmeth. Bd. 7 1913.
26. Famintzin, A, Die Wirkung des Lichtes auf das Wachsen der keimenden Kresse. Mém. d. Ak. de St Petersb. Bd. 8 1865.
27. — Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 6 1867.
28. — Die Wirkung des Lichtes auf das Ergrünen der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 6 1867.
29. — De l'influence de l'intensité de la lumière sur la decomposition carbonique par les plantes. Ann. d. Sc. nat. 1880.
30. Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitt. Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 117 1908. II. Mitt. a. d. gl. St. Bd. 118 1909.
31. Gaßner, G., Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata*. Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. Bd. 29 1911.
32. — Über die keimungsauslösende Wirkung der Stickstoffsalze auf lichtempfindliche Samen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55 1915.
33. — Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7 1915.
34. Gaud, F., La spektrophotometrie des lumières electriques. Compt. rend. Bd. 129 1899.
35. Green, J. R., On the action of light on diastase. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London. Ser B. Bd. 188 1897.
36. Guttenberg, H. v., Über das Zusammenwirken von Geotropismus u. Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45 1908.
37. — desgl. Bd. 47 1910.
38. Halbertsma, N. A., Lichttechnische Studien. Helios 1916.
39. Hann, J., Lehrbuch der Metereologie. 3. Aufl. Tauchnitz, Leipzig 1914.
40. Harder, R., Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung der Cyanophyceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58 1917.
41. Heilbronn, A., Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung? Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 35 1917.
42. Hertel, Über die Beeinflussung der Organismen durch Licht spez. die chemischen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Phys. Bd. 4 1904.
43. Hervé-Mangon, Production de la matière verte des feuilles sous l'influence de la lumière electrique. Bd. 53 1861.
44. Jakobi, H., Wirkung verschiedener Lichtintensität und Belichtungsdauer auf das Längenwachstum etiolierter Keimlinge. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 120 1911.
45. Jost, L, Über die periodischen Bewegungen der *Mimosa pudica* im dunklen Raum. Bot. Zeit. 1897.
46. Karsten, G., Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7 1910
47. Kißling, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der chemischen Lichtintensität der Vegetation. Halle 1885.
48. Klebs, G., Über das Treiben der einheimischen Bäume spez. d. Buche. Abh. Heidelb. Akad. Wiss. 1914.
49. — Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. II. T. und III. T. Sitzungsber. Heidelb. Ak. Wiss. Math.-nat. Kl. 1917.

50. Kluyver, A. J., Beobachtung über die Einwirkung ultravioletter Strahlen auf höhere Pflanzen. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 120 1911.
51. Kniep, H. und Minder, F., Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. Bot. Bd. 1 1909.
52. Kniep, H., Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56 1915.
53. Kolkwitz, R., Zur Frage des Einflusses des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33 1898.
54. Krones, F. G., Einfluß des Lichtes auf den Geotonus. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 123 1914.
55. Krüß, H., Optisches Flammenmaß. Schilling's Journ. f Gasb. 1883
56. Langley, La distribution de l'énérgie dans le spektre normal. Ann. de chem. e. d. phys. V. Ser. Bd. 25 1882.
57. — Researches on Solar Heat. Washington 1884.
58. Lehmann, E., Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot. Bd. 4 1912.
59. Liebenthal, E., Praktische Photometrie. Vieweg & S Braunschweig 1907.
60. Loeb, L., Über die Erregung von negativen Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Arch. f. Phys. Bd. 115 1906
61. Lubimenko, M, Influence de la lumière sur la germination des graines. Rev. gen. Bot. 1911.
62. — L'assimilation Chorophyllienne et la production de la substance sèche à la lumière blanche et à la lumière colorée. Rev. gen. Bot. Bd. 23 1911.
63. Maxikow, N. A. Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Zentralbl. f. Bak. Bd. 9 A. II 1902.
64. Meinhold, Th., Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 10 1911.
65. Meyen, F. J. M., Neues System der Pflanzenphysiologie. Bd. III. Berlin 1839
66. Monasch, Lehrbuch der Photometrie. 1912.
67. Nathansohn und Pringsheim, E., Über Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45 1908.
68. Nicols, Daylight and artificiel light Transact, Illum. Engeen. Soc. vol III 1908.
69. Nienburg, W., Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr f. Bot. Bd. 8 1916.
70 Noak, K, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung der Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Bot. Bd. 6 1914.
71. Ohno, N., Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45 1906.
72. Oker-Blom, M., Über die keimtötende Wirkung des ultravioletten Lichtes im klaren, getrübten und gefärbten Wasser. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 47 1910.
73. Oltmanns, F., Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Zeit. Bd. 53 1895.
74. — Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.
75. — Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. Bd. 9 1917.
76. Ottenwälder, A., Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot Bd. 6 1914.
77. Pfeffer, W., Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Engelmann, Leipzig 1875.
78. — Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. 30 1907.
79. — Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl Bd. 34 1915.
80. Precht, J. und Stenger, E., Photochemische Farbenhelligkeit des Bogenlichtes. Zeitschr. f. wiss. Phot. Bd. 3 1905.

81. Prilleux, E. M., De l'influence de la lumière artificielle sur reduction de l'acide carbonique par les plantes. Compt. rend. Bd. 69 1869.
82. Pringsheim, E., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 9 1909.
83. — Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 9 1909.
84. Puriewitsch, N., Untersuchungen über Photosynthese. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 53 1913.
85. Reichenbach, H., Die Beleuchtung. Weyl's Handb. d. Hyg. Bd. 4 1914.
86. Richter, O., Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 21 1903.
87. Richter, O., Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46 1909.
88. — Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit durch Narkotica. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 121 1912.
89. Rood, O. N., Americal Journal of Scien. Bd. 46 1893.
90. Rothert, W., Über Heliotropismus. Kern's Verl. Breslau 1894.
91. Rowlee, W. W., Efect of electric light upon the tissues of leaves. Proc. Soc. Prom. Agr. Sci. 1898.
92. Rübel, E., Pflanzengeographische Monographie des Bernina-Gebietes. Engl. Bot. Jahrb. Bd. 49 1912.
93. Sachs, J., Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. Bot. Inst. Würzb. Bd. 3 1887.
94. Samec, M., Zur Kenntnis der Lichtintensitäten in großen Seehöhen. I. T. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Bd. 116 1907. II. T. ebenda Bd. 117 1908.
95. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
96. Schmidt, Ar., Die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Wellenlänge des Lichtes. Beitr. Biol. d. Pfl. Bd. 12, 1914.
97. Schübeler, Die Wirkung des ununterbrochenen Tageslichtes auf die Pflanzen der Polarländer. Der Naturforscher 1880.
98. Schulze, J., Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf Pflanzenzellen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 25 1910.
99. Schwab, F., Über das photochemische Klima von Kremsmünster. Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 74 1904.
100. Siemens, C. W., On the influence of electric light on vegetation, and on certain Physikal Principels involed. Proc. of the Roy. Soc. Bd. 30 1880.
101. Sierp, H., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 35 1917.
102. Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46 1915.
103. Stameroff, K., Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. Flora Bd. 83 1897.
104. Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschr. f. Bot. Bd. 2 1910.
105. Stuhr, J., Über die Bestimmung des Äquivalenzwertes verschiedenfarbiger Lichtquellen nach der Methode der Flächenhelligkeit, Sehschärfe und Flimmerphotometrie. Diss. Kiel 1908.
106. Teichmüller, J., Die photometrischen Grundbegriffe. Sonderabdruck aus „Licht und Lampe".
107. Thelen, O., Natürliches, künstliches und monochromatisches Licht in seiner Bedeutung für die Entwicklung und die Stoffproduktion einiger Kulturpfanzen. Diss. Rostock 1910.

108. Thiele und Wolf, Über die Abtötung der Bakterien durch Licht Arch. f. Hyg. Bd. 57 1906.
109. Trabert, W., Lehrbuch der kosmischen Physik. Teubner, Leipzig 1911.
110. Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permiabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48 1910.
111. Vöchting, H. v., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und die Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 25 1893.
112. Voege, W., Untersuchungen über die Strahlungseigenschaften der neuen Glühlampen. Jahrb. Hamb. wiss. Anst. Bd. 21 1903.
113. — Über die Licht- und Wärmewirkung der künstlichen Lichtquellen. Journ. f. Gasb. 1911.
114. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7 1915.
115. Vogt, I. G., Untersuchungen über die bakterizide Wirkung der ultravioletten Strahlen. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 81 1916.
116. Vránek, J., Spektrophotometrische Messungen an Metallfadenlampen. Zeitschr. f. wiss. Phot. Bd. 16 1917.
117. Warming und Gräbner, Eugen Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Bornträger, Berlin 1914.
118. Weber, L., Mitteilungen über einen photometrischen Apparat. Wied. Ann. Bd. 20 1883.
119. — Die Beleuchtung. Weyl's Handb. d. Hyg. 1. Aufl. IV. Fischer, Jena 1896.
120. — Resultate der Tageslichtmessungen in Kiel in den Jahren 1890—1892, 1892—1895, 1898—1904, 1905—1908, 1909—1911, 1912—1915. Schrift. d. Nat. Ver. f. Schleswig-Holst. Bd. 10 1893, Bd. 12 1897, Bd. 13 1905, Bd. 14 1909, Bd. 15 1913, Bd. 16 1916.
121. Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, Engelmann 1907.
122. Wilschke, A., Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit gegen Kontaktreize. Sitzungsb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 122 1913.

Zur Biologie von Tanymastix lacunae Guerin.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Robert T. Müller.

(Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

I. Einleitung.

Die nachfolgenden Zeilen sollen kurz die Ergebnisse 3jähriger Beschäftigung mit dem Phyllopoden *Tanymastix lacunae* Guer. zusammenfassen.

Mein Material stammte aus dem Eichener See, einem periodisch wiederkehrenden Bergtümpel in der Nähe des Städtchens Schopfheim im Wiesental. Dort findet sich *T.* zusammen mit *Cyclops strenuus* Fischer, *Cypris virens* Jurine und einer großen Zahl gewöhnlicher Teich- und Moosbewohner. Der See liegt 436,8 m über Meer und füllt sich gewöhnlich im Frühjahr mit Sickerwasser, das Temperaturen von 0 bis über 20° C. aufweist. Die Wassertiefe kann 4 m erreichen.

Die systematische Stellung von *Tanymastix* wolle man in Daday's „Monographie systématique des Phyllopodes anostracées" (Annales des sciences naturelles, Zoologie, Vol. 11/1910) nachschlagen. Bezüglich seines Baues gleicht *T.* sehr dem bekannten *Branchipus*; er findet sich beschrieben bei Daday l. c., Baird (Proc. Zool. Soc. 20/1852), Guerin-Meneville (Iconographie du règne animal, Londres 1839/44).

Die Möglichkeit, im Eichener See vorzukommen, verdankt *T.* dem Besitze von Dauereiern, die nicht nur eine weitgehende Austrocknung ertragen, sondern sogar ohne vorherige Trockenperiode sich nicht öffnen und so den Nauplius der Freiheit übergeben können.

Die Nauplien sind etwa 24 Stunden nach dem Übergießen der Eier im Wasser zu finden. Sie sind in den ersten Tagen ausgesprochen positiv phototaktisch, so lange bis die Ruderbewegung des zweiten Beinpaares (2. Antennen) kontinuierlich geworden ist. Die Entwicklung geht nur unterhalb 16° C. richtig von statten. Unterhalb etwa 8° ist die Sterblichkeit erhöht. Bei 15° wird die Geschlechtsreife in etwa 14 Tagen, bei 4° in ca. 4 Wochen erreicht. Bei Temperaturen unterhalb 4° sind die Tiere nicht imstande, sich vom Boden zu erheben, da die tiefe Temperatur die Ruderbewegung der Beinpaare zu sehr verlangsamt. Die Tiere schwimmen auf dem Rücken, seltener wühlen sie bauchabwärts im Schlamme. Begattung mit nachfolgendem Eintritt der Eier in das Eisäckchen findet alle 2 Tage statt, immer wenn die fertigen Eier abgelegt sind. Die Eiproduktion beträgt pro Weibchen etwa 17000 Stück. Die Eier sind linsenförmig und müssen nach der Ablage mindestens 1 Monat im Wasser liegen bleiben, ehe sie die Austrocknung ertragen können. Ihre Dicke beträgt im trockenen Zustand im Mittel 244 μ, der Durchmesser 421 μ.

II. Schwimmbewegung.

Die Tatsache, daß alle ungepanzerten Kiefenfüße (*Phyllopoda anostraca*) meist mit abwärts gewandtem Rücken schwimmen, ist bisher als eine photopathische Erscheinung gedeutet worden. Um so mehr, da es leicht möglich ist darzutun, daß *Branchipus*, *Chirocephalus*, *Tanymastix* und andere Anostraca unter künstlichen Bedingungen die Tendenz zeigen, dem Lichte die Bauchseite zuzukehren und auf das Licht zuzuschwimmen.

Nun haben mich meine Beobachtungen gelehrt, daß unter normalen Bedingungen, im Freileben oder in geeigneten Aquarien, diese Phototaxis bei *T.* vollkommen fehlt. Demnach kann der Lichtreiz für die Lage des Tieres nicht verantwortlich gemacht werden. Sie ist vielmehr das Produkt der statischen und dyna-

mischen Faktoren, die aus der Verteilung der Materie im Innern des Körpers und aus der Form und Bewegung des Tieres resultieren.

Das spezifische Gewicht von *T.* konnte nicht direkt bestimmt werden. Ich erhielt aber einen angenäherten Wert, indem ich mit Formol getötete oder mit Chloral betäubte Tiere in Zuckerlösung zum Schweben brachte und das spezifische Gewicht der Zuckerlösung bestimmte. Danach beträgt das spezifische Gewicht von *T.* 1,037.

Ferner gelang es mir, die Lage des Schwerpunktes zu ermitteln. Eine große Zahl von Tieren wurde mit dem Rücken auf zwei (an einem andern Orts zu beschreibenden Apparat angebrachte) Glasnadeln gelegt, und die Nadeln einander immer mehr genähert, bis sie in paralleler Stellung nur durch einen äußerst kleinen Zwischenraum getrennt waren, der häufig weniger als eine halbe Segmentbreite betrug. Das betreffende Tier ruhte also zuletzt in horizontaler Stellung auf einer minimalen Unterstützungsfläche. Der Schwerpunkt mußte sich senkrecht oberhalb derselben befinden.

Auf diese Weise wurde festgestellt, daß der Schwerpunkt der männlichen Tiere sich meist im 6. oder zwischen dem 6. und 7. fußtragenden Segment befindet. Der Schwerpunkt der Weibchen dagegen liegt weiter hinten zwischen dem 9. und 10. Segment, im 9. oder zwischen dem 8. und 9. dann, wenn das Eisäckchen leer ist.

In Zuckerlösung zum Schweben gebracht, nahmen alle Tiere Rückenlage ein. Dies beweist, daß der Schwerpunkt des Körpers nicht mit dem Schwerpunkt des verdrängten Wassers zusammenfällt, sondern (wohl dank dem zum Teil erdigen Inhalt des rückenständigen Darms und der stärkeren Chitinisierung der Rückenfläche) dorsalwärts von demselben liegt.

Außer der Lage des Schwerpunktes muß auch die Körperform während der Bewegung dazu beitragen, daß die Dorsalfläche ihre Lage nach unten beibehält. Bei der horizontalen Fortbewegung gleitet der Körper von *T.* in schräger Richtung nach vorn. Die Rückenfläche bildet gewissermaßen eine schiefe Ebene, auf der die Bewegung erfolgt. Der Körper müßte also eigentlich in die Höhe gleiten. Dieser Auftrieb wird aber kompensiert durch die Wirkung des Übergewichts. Der Körper sinkt ständig nach unten, und die Resultante des Gleitens und Sinkens ist eine horizontale Fortbewegung. Der Körper von *T.* hat die Form einer in der Richtung der Konkavität etwas gebogenen Rinne. Ein Körper von dieser Form wird in einer Flüssigkeit von geringerem spezifischen Gewicht, als er selbst besitzt, mit infolge des Widerstands nach oben gewendeter Konkavität nach unten sinken, in eine Flüssigkeit von größerem spezifischen Gewicht, untergetaucht, mit nach unten gewendeter Konkavität aufsteigen.

Betäubte und tote Exemplare von *T.* sinken in Wasser in Rückenlage auf den Boden des Gefäßes. In eine Flüssigkeit, deren spezifisches Gewicht größer als 1,037 ist (z. B. Zuckerlösung), gebracht, wenden sie sich um und steigen mit nach oben gewendetem Rücken an die Oberfläche. Dort wird wieder Rückenlage angenommen. Ein deutlicher Beweis dafür, daß auch die Körperform im Verein mit der Fortbewegung, die ja schräg dorsalwärts zur Längsrichtung des Körpers erfolgt, dazu beitragen muß, die Rückenlage zu befestigen. Werden tote oder betäubte Tiere in Zuckerlösung gebracht, deren spezifisches Gewicht nur wenig größer als 1,037 ist, so steigen sie äußerst langsam, diesmal in Rückenlage, an die Oberfläche. Bei der langsamen Bewegung ist der Widerstand (proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit) nicht groß genug, um die Wirkung des dorsal gelegenen Schwerpunktes zu kompensieren.

Diese Überlegungen zeigen, daß die Rückenlage des schwimmenden *T.* (und wohl aller Anostraken) nichts anderes ist als die Folge statischer und dynamischer Momente.

Werden betäubte oder tote Exemplare von *T.* in Zuckerlösung zum Schweben gebracht, so dokumentiert sich die verschiedene Lage des Schwerpunktes bei Männchen und Weibchen in der verschiedenen Neigung, die ihre Längsachse zur Horizontalen bildet. Männchen und Weibchen schwebten mit abwärts gewendetem Hinterende, mit der Horizontalen Winkel von 11,7 und 48,5° bildend. Die Lage des Körpers wird bei der Bewegung eine weniger steile sein müssen. Horizontalisierend wirken die ventral gelegenen 22 Beinpaare. Ihre Arbeit ist mehr als genügend für die Horizontalisierung der Bewegung der Männchen. Dementsprechend tragen diese bei horizontaler Bewegung ihre Furca im Mittel um 4,0° von der Längsachse nach oben, die Weibchen dagegen, bei denen durch die Ruderbewegung der Körper nicht genügend horizontal gestellt wird, um 2,3° nach abwärts gewendet. Den Apparat, mit dem die Winkel gemessen wurden, werde ich andern Orts beschreiben.

III. Tropismen.

a) Scheinbarer Geotropismus der Nauplien.

Deckt man ein Gefäß, in dem sich frisch ausgeschlüpfte Nauplien von *T.* befinden, lichtdicht zu, so findet man kurze Zeit nachher alle Nauplien am Boden des Gefäßes angesammelt. Man könnte versucht sein, die Erscheinung als positiven Geotropismus zu deuten, der durch Verdunkelung ausgelöst werde. Bis zum 5. Lebenstag nimmt dieser „Geotropismus“ an Deutlichkeit ab und verschwindet. Daß es kein Geotropismus ist, geht aus folgenden Tatsachen hervor:

Die anfänglich inkontinuierliche Bewegung der Ruderantennen wird bis zum 5. Tage regelmäßig. Das Licht wirkt (s. unten) beschleunigend auf die Bewegungen von *T.* ein, dies um so mehr, je jünger die Tiere sind. Werden die Nauplien verdunkelt, so verlangsamen sich ihre Bewegungen, und sie sinken trotz fortwährendem Aufwärtsstreben zu Boden. Sobald Licht zutritt, sind sie imstande (von welcher Seite das Licht eintritt, ist gleichgültig), sich vom Boden zu erheben.

Die Erscheinung ist somit nicht tropistischer Natur, sondern eine Folge der erst allmählich sich entfaltenden Körperkraft und Ruderfähigkeit und der erregenden Wirkung des Lichtes.

b) Thermotropismus.

Wenn bei warmem Wetter das Wasser am Ufer des Eichener Sees sich erwärmt hat, so sind vom Ufer her keine Phyllopoden mehr zu sehen, sie haben sich ins kältere Wasser zurückgezogen. Die Grenze zwischen der bevölkerten und unbevölkerten Region konnte ich 1914 genau verfolgen und feststellen, daß ihr entlang überall die Temperatur des Wassers 16° C. betrug. Andererseits sah ich in meinen Aquarien die Tiere sich immer am wärmeren Ende ansammeln, sobald die Temperatur unter 9° ging. Auch dann, wenn auf eine Strecke von 20 cm das Temperaturgefälle nur 0,25° betrug, reagierten die Tiere deutlich thermotaktisch. In ein künstliches Temperaturgefälle gebracht, sammelten sich die Tiere im Wasser von 9°—16° C. an. Oberhalb waren sie negativ, unterhalb positiv thermotropisch.

c) Phototropismus.

Nach meinen Erfahrungen treten bei *T.* (und auch bei andern Anostraca) zweierlei Arten von Phototropismus in Erscheinung.

1. Die frisch ausgeschlüpften Nauplien schwimmen, sobald sie die Embryonalhülle verlassen haben, in der Richtung, woher das Licht einfällt, und sammeln sich am vorderen (belichteten) Ende der Aquarien an. Dort tummeln sie sich, indem sie längs der Wand hin und her schwimmen, den Lichtstrahlen bald die Seite, bald Bauch oder Rücken zuwendend. Dieser Phototropismus tritt unter allen Umständen ein und hält bis zum 5. Tage an, nämlich so lange, bis die Ruderbewegungen kontinuierlich geworden sind. Er wird auch durch äußerst schwaches Licht, 1 MK und darunter, sogar schon durch das Licht des durch einen Wolkenschleier scheinenden Vollmondes ausgelöst und hat wohl die Bedeutung, die Bewegungen nach einer Richtung, der Richtung des freien Wassers zu dirigieren. Er ist so stark, daß man durch Beleuchtung von unten die Nauplien auf den Boden eines Gefäßes bannen kann, so daß sie zugrunde gehen.

2. Vom 5. Tage an ist unter normalen Bedingungen von Phototropismus nichts mehr zu konstatieren. In Aquarien, die ich im Dunkelraum nur von einer Seite her beleuchtete, oder mit Ausnahme einer Seite lichtdicht umhüllte, zeigte *T.* sich immer gleichmäßig verteilt. Traf ich aber in den Kulturen die Tiere an der Lichtseite angesammelt, so konnte ich mit Sicherheit darauf zählen, am andern Tage eine große Anzahl derselben tot vorzufinden. Als 1914 der Eichener See sich stark erwärmte, und Fäulnis einsetzte, sammelten sich die Phyllopoden am Südende an, in allen übrigen Teilen des Sees waren keine mehr zu finden. Wenige Tage darauf waren alle zugrunde gegangen.

Künstlich konnte ich den Phototropismus der erwachsenen Tiere hervorrufen: Durch mechanische Reizung (Stoß an die Aquarien, Umrühren des Wassers), dabei hielt der Phototropismus nur wenig länger an als die Störung dauerte. Durch Lichtreiz (z. B. schroffen Wechsel der Intensität und Richtung des Lichtes), auch hier hält die Reaktion nicht an. Durch Wärmereiz (Erhöhung der Temperatur über 16° C.), hier bleibt die Reaktion bestehen, wenn die Temperaturerhöhung bereits zu einer irreparablen Schädigung geführt hat. Durch Einwirkung chemischer Agenzien (Sauerstoffmangel, CO_2, Säure, Alkali, Fäulnisstoffe). Auch hier verschwindet der Phototropismus wieder, wenn die Einwirkung aufhört, sofern die Tiere nicht schon geschädigt sind.

Der Phototropismus der älteren Tiere äußert sich auf zweierlei Arten:

Sind die störenden Reize nur schwach, so orientieren sich die Tiere so, daß ihre beiden Seitenaugen gleichmäßig beleuchtet sind, d. h. sie kehren dem Lichte die Ventralseite zu, ohne sich vorerst dem Lichte zu nähern. Bei Lichtreiz von unten z. B. kehren sie die Bauchseite nach abwärts, bei Lichtreiz von der Seite drehen sie den Körper um die Längsachse und die einzelnen Seitenaugen in der Richtung nach dem Licht. Bei größerer Intensität der Reize wird aber diese „Normallage" (Radl) verlassen, und die Krebse schwimmen in der Richtung des Lichteinfalls (positive Phototaxis). Die Einstellung in der Lichtrichtung ist aber keine strenge und stimmt weder zur Loeb'schen noch zur Radl'schen Theorie des Phototropismus. (Übrigens läßt mich die Loeb'sche Theorie auch bei der Erklärung des Thermotropismus im Stich.)

Bezüglich der theoretischen Würdigung der Tropismen verweise ich auf meine ausführliche Veröffentlichung. Hier möchte ich nur darauf hinweisen, welche Bedeutung die Tropismen für den Branchiopoden haben. Durch sie wird er bewahrt vor dem Untergang im warmen Uferwasser und in den sauerstoffarmen Schichten am Grunde des Tümpels und hinausgeführt in sein eigentliches Element, das freie Wasser.

IV. Abhängigkeit der Ruderbewegungen von äußeren Bedingungen.

Die Bewegungen der Ruderfüße von *Tanymastix* sind in hohem Grad hinsichtlich ihrer Geschwindigkeit von äußeren Bedingungen abhängig. Ihre Frequenz (d. i. die Zahl der Schläge pro Minute) wird vermehrt durch erhöhte Temperatur, Abnahme der Zähigkeit des Mediums und erhöhte Beleuchtungsintensität. Andererseits variiert die Frequenz aber auch mit den Änderungen, die im Innern des Organismus vor sich gehen. Sie nimmt immer mehr ab, je älter die Tiere werden. So fand ich für ein Tier in den verschiedenen Altersstadien folgende Frequenzwerte:

Alter:	11	15	18	22	38	42	45 Tage
S/M:	440	400	326	188	206	156	147 Schläge pro Minute.

Die größte Frequenz, die ich gemessen, betrug 515, die kleinste 137 Schläge pro Minute (bei 12,5° C.). Während der Kopulation, bei der Eiablage etc. ist die Frequenz oft stark erhöht.

Die Wirkung des Lichts auf die Bewegung der Ruderfüße konnte ich nur an nicht geschlechtsreifen Tieren beobachten. Sie ist in den ersten Tagen am größten und nimmt von Anfang an ab, um mit dem Eintritt der Geschlechtsreife ihren Nullwert zu erreichen. Die Frequenz der Ruderbewegungen wird also um so mehr durch das Licht erhöht, je jünger die Tiere sind. Die Wirkung des Lichts nimmt ferner mit steigender Temperatur zu. Bei 5° C. z. B. kann keine auch noch so starke Beleuchtung eine Vermehrung der Frequenz hervorrufen. Die bewegungsbeschleunigende Wirkung fängt erst bei etwa 8° C. an, sich bemerkbar zu machen. Je höher die Temperatur und je jünger die Tiere, eine um so größere Frequenzsteigerung kann durch Beleuchtung erzielt werden, eine um so größere Lichtintensität ist aber auch für die Erreichung der maximalen unter den betreffenden Bedingungen möglichen Frequenzsteigerung nötig. Diejenige Intensität, welche gerade die maximale mögliche Beschleunigung hervorruft, habe ich „Kritische Intensität", die Wirkung des Lichtes auf die Bewegung „Photokinetischen Effekt" genannt. Wird die Lichtstärke über die kritische Intensität hinaus vermehrt, so findet keine Frequenzsteigerung mehr statt. Wie Temperatur und Alter die mögliche Beschleunigung und damit die kritische Intensität beherrschen, geht aus den folgenden Tabellen hervor:

Intensität:	0	1	2	3	4	5	7	8	15	
Alter: 11 Tage	—	214	232	246	**248**	248	—	—	250	S/M
Alter: 15 „	198	220	245	**266**	263	—	—	263	262	
Alter: 18 „	220	230	**250**	250	—	—	250	—	248	
Alter: 22 „	**164**	164	164	—	—	—	164	—	164	

(Die Intensitäten sind in Meterkerzen angegeben, die Temperatur betrug 10,2—11,1° C.)

Intensität:	0	1	2	3	5	10	15	
Temperatur: 0	—	82	—	82	81	81	80	S/M
4,5—4,9	**82**	—	—	83	82	82	82	
8,0—8,4	89	**97**	100	100	99	99	—	
11,3—11,9	156	167	**170**	170	169	170	170	
15,4—15,5	138	167	173	**181**	180	180	181	
17,7—17,8	—	—	222	240	264	**320**	320	

Zunehmendes Alter und abnehmende Temperatur üben, wie aus den Tabellen deutlich hervorgeht, dieselbe Wirkung auf den photokinetischen Effekt aus. Ferner ist aus den Tabellen die frequenzsteigernde Wirkung der Temperaturerhöhung leicht zu ersehen.

Vergleicht man die Frequenzwerte eines Tieres bei verschiedenen Temperaturen, so lassen sich leicht die Temperaturkoeffizienten der Ruderbewegung für die verschiedenen Temperaturgebiete berechnen (s. A. Kanitz: Temperatur und Lebensvorgänge, Berlin 1915). Diese Temperaturkoeffizienten (d. s. die Zahlen, welche angeben, in welchem Maße ein chemischer oder physiologischer Vorgang durch eine Temperaturerhöhung von 10° beschleunigt wird) werden berechnet nach der Formel: $Q_{10} = \left(\frac{V_2}{V_1}\right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$, worin Q_{10} den den Temperaturkoeffizienten, T_2 und T_1 die Temperaturen und V_2 und V_1 die zugehörigen Geschwindigkeiten darstellen. (Unter der Voraussetzung, daß die Geschwindigkeit des Vorganges ungefähr eine Exponentialfunktion der Temperatur sei.)

Ändern wir aber die Temperatur des Wassers, in dem sich die Tiere befinden, so ändern wir auch den Sauerstoffgehalt und die Zähigkeit des Mediums. Von diesen beiden ist die Änderung des Sauerstoffgehalts, in dem Maße, wie sie bei den Versuchen in Betracht kam, fast ohne Einfluß auf die Bewegungen der Tiere. Anders die Änderung der Viskosität. Ihr Einfluß wurde in folgender Weise berechnet. Ich brachte die Tiere in Wasser von 20° C., dessen Viskosität durch Zusatz von Zucker so gesteigert wurde, daß sie derjenigen von Wasser von z. B. 10° entsprach. Aus der Änderung der Bewegung bei der Übertragung der Tiere von Wasser in die betreffende Lösung konnte ein „Zähigkeitsfaktor" berechnet werden, d. h. eine Zahl, die angibt, um wie viel die Geschwindigkeit der Ruderbewegung erhöht wird durch die Abnahme der Viskosität, die einer Temperaturzunahme des Wassers von 10° entspricht. Dieser Zähigkeitsfaktor beträgt 1,23. Das will sagen:

Würde durch Erhöhung der Temperatur des Wassers nur die Viskosität des Mediums, nicht auch die Geschwindigkeit der Vorgänge (z. B. Kraftproduktion) im Innern des Organismus verändert, so müßte pro 10° Temperaturerhöhung die Geschwindigkeit der Ruderbewegung von *T.* auf das 1,23fache anwachsen. Dieser Zähigkeitsfaktor kann zur Korrektur der Brutto-Temperaturkoeffizienten verwendet werden.

Die Ruderbewegungen von *T.* zeigen eine besondere Abhängigkeit von der Temperatur. Bisher waren wir gewohnt zu sehen, daß physiologische Prozesse mit steigender Temperatur zunehmen, ein Maximum aufweisen und bei weiter erhöhter Temperatur wieder abfallen. Ferner war bekannt, daß das Maximum erst bei einer Temperatur erreicht wird, die für den betreffenden Organismus bereits supraoptimal ist. Hier existiert ein Maximum nicht, wenigstens nicht innerhalb des Intervalls von 0—31° C.

Das Gebiet von 0—9° bezeichne ich entsprechend der Kanitz'schen Auffassung als **Auslösungsphase.** In ihr findet eine stetige Zunahme des Temperaturkoeffizienten statt. Die betreffenden korrigierten, d. h. durch den Zähigkeitsfaktor dividierten Werte bewegen sich zwischen 1 und 3,7. Das Zutreffen des Namens Auslösungsphase erhellt deutlich aus dem oben beschriebenen Einsetzen des photokinetischen Effektes. Bei 9—10° (Fig. 1) weist die Temperaturkurve einen Knick auf und geht über in einen weniger steil

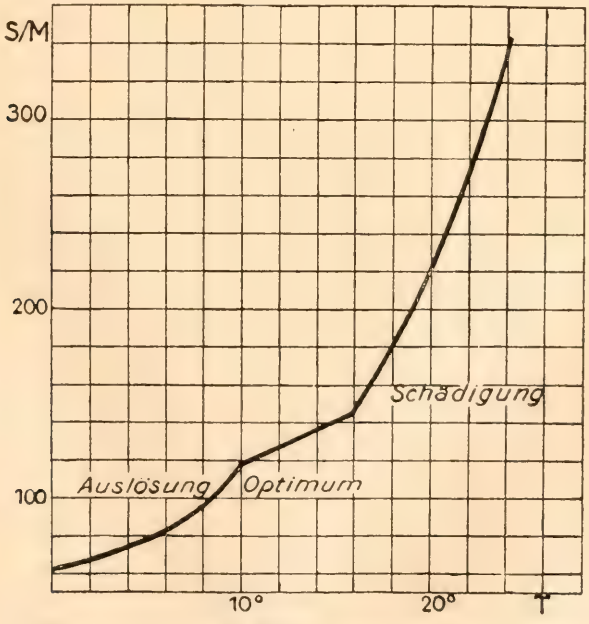


Fig. 1. Temperaturkurve der Ruderbewegungen von *Tanymastix.*

verlaufenden Teil, der die **optimale Phase** darstellt. Die optimale Phase liegt zwischen 9 und 16°. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß in ihr der Temperaturkoeffizient den Wert 1,23 dauernd beibehält. Es ist also anzunehmen, daß innerhalb dieses Gebietes die physiologischen Vorgänge unter verhältnismäßig konstanten Bedingungen verlaufen. Die geringe Größe des Koefffzienten spricht dafür, daß die Zunahme der Frequenz auf physikalische Ursachen (etwa abnehmende innere Reibung) zurückzuführen sein dürfte. Den Namen optimale Phase verdient dieser Kurventeil deshalb, weil er dem Temperaturgebiet entspricht, das für *T.* als optimales bezeichnet werden muß. Unterhalb 9° sind die Lebensbedingungen ungünstiger, dort ist das Gebiet der Auslösung, oberhalb 16° ist das Leben für *T.* auf die Dauer unmöglich. Interessanterweise fällt die optimale Phase gerade mit dem Temperaturgebiet zusammen, in dem *T.* keine thermotaktische Reaktion zeigt. Bei 16° weist die Temperaturkurve wieder einen Knick auf. Sie wendet sich jetzt, in der **Schädigungsphase,** steil nach oben. Die Koeffizienten zeigen keinen regelmäßigen Gang. Sie schwanken zwischen 2,5 und 1,1. Die Frequenz nimmt hier immer mehr zu, bis schließlich die Bewegungsorgane den immer rascher aufeinander folgenden Impulsen nicht mehr zu folgen vermögen und Tetanus und Wärmestarre eintreten. Die van t'Hoff'sche Regel, wonach der Temperaturkoeffizient sich zwischen 2 und 3 bewegen soll, trifft für keinen Teil der Temperaturkurve zu, nicht einmal innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen (Kanitz, l. c.).

V. Fortpflanzung.

Wie bei *Branchipus* gilt auch bei *Tanymastix* das Gesetz, daß die Eier nur nach erfolgter Kopulation aus den Eileitern in das Eisäckchen übertreten. Einige Minuten nach der Paarung öffnen sich gleichzeitig die Sphinkteren auf beiden Seiten, und die Eier gleiten in den Brutraum. Dort werden sie befruchtet und erhalten eine doppelte Eischale. Nach 48 Stunden werden sie abgelegt. Sie haben im fertigen Zustand linsenförmige Gestalt mit abgeflachtem Rand. Diese Form erhalten sie im Eisäckchen durch eine Kompression, als deren Ursache der osmotische Druck des Schalendrüsensekrets betrachtet werden kann. Die Kompression beginnt etwa 12 Stunden nach dem Eintritt der Eier in das Eisäckchen, nachdem bereits eine dünne Schicht von Schalensubstanz sich gebildet hat. Erzeugt man durch Entzug der Nahrung kleine Eier, so werden diese nicht abgeplattet, sondern bleiben rund entsprechend dem Gesetz, daß die Festigkeit eines Gewölbes bei gleicher Wandstärke dem Radius umgekehrt proportional ist, nach der Formel $s = \frac{1}{2} \cdot \frac{r \cdot p}{k}$, worin s = Wandstärke, r = äußerer Radius, p = Außendruck und

k = zulässige Spannung (Festigkeit). Solch runde Eier sind auch zu 1,3 ‰ im Material vom Eichener See zu finden. Eier mit nur auf einer Seite ausgebildetem Rand stellen eine Zwischenstufe zwischen den normalen und runden dar. Sie lieferten ohne Ausnahme, wie auch viele der runden, normale Tiere. Die innere Eischale, die dank ihrer hornigen Beschaffenheit für die Form der Eier maßgebend ist, wird vor der Ablage mit einer zweiten (Gallert-) Schale überzogen.

Nach der Ablage müssen die Eier noch mindestens einen Monat im Wasser liegen bleiben, bis sie durch Austrocknung zur Weiterentwicklung angeregt werden können. In meinen Versuchen erhielt ich nach einer Wässerungsdauer von 30 Tagen 3,4 %, nach 36 Tagen 5,9 %, nach 40 Tagen 59,6 % und nach 48 Tagen 70,8 % entwicklungsfähige Eier.

Beim Verweilen im Wasser geht die äußere Gallertschale verloren. Ihre Reste sind nach dem Trocknen als firnisartiger Überzug auf der braunen Hornschale zu finden.

Zur Einleitung des Ausschlüpfens genügt schon eine Trockenzeit von 4 Tagen. Durch den Austrocknungsprozeß wird die Form der Eier abermals verändert. Ihre Gestalt wird flacher. Der Durchmesser verringert sich um 2, die Dicke um etwa 30 %. Der Rand wird noch mehr abgeflacht und dadurch die Hornsubstanz an der Kante gelockert. Der Inhalt des Eis zieht sich noch weiter zusammen. Schließlich liegt er einer Schalenhälfte an, auf der andern Seite von einem Luftraum umgeben. Nur durch die Austrocknung können die Eier zur Entwicklung gebracht werden. Dieser Austrocknungszwang stellt meines Erachtens die höchste Anpassung an die Periodizität des Mediums dar.

Nach dem Übergießen mit Wasser nehmen die Eier die Form wieder an, die sie vor der Ablage besessen, und öffnen sich durch einen äquatorialen Riß. Der Nauplius tritt langsam, umhüllt von der eiförmigen Embryonalhülle, zwischen den Schalenhälften hervor, während im Innern der Eischale eine weitere Hülle, das Chorion, zerrissen zurückbleibt. Die Embryonalhülle vergrößert sich dank dem in ihrem Innern herrschenden osmotischen Druck, der schon die Eischale gesprengt hat und sich auf 22 bis 31 Atmosphären beläuft. Durch einen Riß am Scheitelende wird endlich der Nauplius ausgestoßen.

Eier, die auf der Fläche des Wassers schwimmen, entwickeln sich nicht, sondern gehen zugrunde. Sie entwickeln sich aber, wenn über dem Wasser ein sauerstofffreies, indifferentes Gas sich befindet, z. B. in einer Atmosphäre von CO_2, N_2 oder H_2. Die abtötende Wirkung der Luft ist somit auf ihren Sauerstoffgehalt zurückzuführen. Durch vollständige Abwesenheit von Sauerstoff

wird die Entwicklung ebenfalls verhindert, aber die Eier gehen dadurch nicht zugrunde.

In vollkommen reinem Wasser entwickeln sich die Eier nicht. Nur durch Zugabe von erdigen Stoffen, Aquarien- oder Teich-Wasser kann destilliertes oder Leitungswasser für die Aufnahme von Eiern geeignet gemacht werden.

In Salzwasser (NaCl) von höherer Konzentration als 0,2% entwickeln sich die Eier nicht. Sie sterben in Salzwasser von mehr als 1% Gehalt bald ab.

Die Eier von *T.* lassen sich im Gegensatz zu denjenigen von *Branchipus* weder durch Behandlung mit Salzwasser noch durch Einfrierenlassen unter Umgehung der Austrocknung zur Entwicklung bringen. Nur in äußerst seltenen Ausnahmefällen setzt die Entwicklung unter den angedeuteten Verhältnissen doch ein. Der Grund für dieses Verhalten ist wahrscheinlich darin zu suchen, daß Einfrierenlassen und Behandlung mit Salzwasser wohl durch Wasserentzug eine Ruheperiode hervorrufen, nicht aber dazu beitragen, die Eischale für die Sprengung vorzubereiten.

Eine ausführliche Veröffentlichung meiner Experimente und deren Ergebnisse wird an anderer Stelle (Ztschr. f. Biologie) erfolgen. Mögen diese kurzen Mitteilungen anregen zu weiterem Ausbau der experimentellen Biologie.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Juli 1918** **Nr. 7**

ausgegeben am 31. Juli

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **W. J. Schmidt**, Deckglasdicke, Tubuslänge und Objektive mit Korrektionsfassung. S. 269.
P. Schiefferdecker, Über die Durchtränkung des Epithels mit Sauerstoff. S. 276.
F. Schanz, Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. S. 283.
K. Bretscher, Die Abhängigkeit des Vogelzuges von der Witterung. S. 296.
Referate: **E. Becher**, Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. S. 315.

Deckglasdicke, Tubuslänge und Objektive mit Korrektionsfassung.

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn.

Allbekannte Dinge verdienen bisweilen wieder einmal besprochen zu werden, wenn sie nämlich nicht die Beachtung finden, die ihnen zukommt. Seit Jahren mache ich bei gelegentlichem Zusammensein mit Fachgenossen, Biologen im weitesten Sinne, bei mikroskopischen Demonstrationen, in Kursen, im Gespräch mit Studierenden der verschiedensten Universitäten die Erfahrung, daß nur selten die Bedeutung von Deckglasdicke und Tubuslänge für die Güte des mikroskopischen Bildes beim Gebrauch starker Trockensysteme hinreichend gewürdigt, und daß vor allem bei der Einführung in mikroskopische Studien auf diese Dinge nicht nachdrücklich genug aufmerksam gemacht wird. Beginnt der Studierende aber später mit selbständigen Arbeiten, so fehlt es meist an Zeit und Gelegenheit, derartige Versäumnisse

nachzuholen, und solche, die sich aus eignem Antrieb der zahlreichen vortrefflichen Bücher über Gebrauch und Wirkungsweise des Mikroskops bedienen, um ihre Kenntnisse zu vervollständigen, sind Ausnahmen.

Mit der Unterschätzung des Einflusses der Deckglasdicke beim Gebrauch starker Trockensysteme hängt es nun zusammen, daß diese Objektive gewöhnlich nicht mit Korrektionsfassung gekauft und benutzt werden und daß nicht gar selten die Besitzer von Objektiven mit Korrektionsfassung auf deren sachgemäßen Gebrauch verzichten, indem sie die ganze Angelegenheit als nebensächlich oder nur für feinste Arbeiten in Betracht kommend vernachlässigen.

Die Korrektionsfassung ermöglicht es bekanntlich, durch Drehen an einem Ringe die Entfernung der beweglichen Hinterlinsen des Objektivs von (der oder) den feststehenden Vorderlinsen zu ändern und damit die durch unrichtige Deckglasdicke erzeugte Störung des Strahlenganges auszugleichen. Der Ring spielt über einer bezifferten Skala, die in 100stel Millimeter die zur jeweiligen Stellung passende Deckglasdicke angibt. Derartige Objektive können in zweierlei Weise gebraucht werden, bei bekannter Deckglasdicke (Ausmessen derselben mit einem Deckglastaster oder auf andere Weise), indem der Ring auf die entsprechende Marke gestellt wird, bei unbekannter Deckglasdicke, was in der Praxis die Regel ist, indem die richtige Deckglaskorrektion dadurch ausgeprobt wird, daß man mit der einen Hand den Ring hin- und herdreht und gleichzeitig mit der anderen die Mikrometerschraube bedient; man beläßt dann den Ring in der Stellung, bei welcher das Bild am schärfsten erscheint. Bei dieser Einstellung des Objektivs öffne man die Blende weit und fasse kleine dunkle Gebilde im Präparat ins Auge, um die Bildschärfe zu beurteilen. Es gibt auch noch bessere Kriterien als die subjektive Abschätzung der Bildschärfe (vgl. Siedentopf, Z. f. wiss. Mikr. 1908, S. 277); doch soll darauf hier nicht näher eingegangen werden, da der einigermaßen Geübte mit der eben angegebenen, gewöhnlichen Methode vollständig ausreicht.

Die histologischen Kurse leiden ganz erheblich darunter, daß bei einer einigermaßen großen Teilnehmerzahl nicht jeder Praktikant eine Ölimmersion zu seiner Verfügung hat. Dafür sind diese Systeme, wenn auch in den letzten Jahren verbilligt (ich sehe vom Kriegsaufschlag ab!), immer noch zu teuer. Auch ist ihre Anwendung vor allem bei der Untersuchung frischen Materials gegenüber den Trockensystemen soviel umständlicher, daß sie nicht gleich dem Anfänger in die Hand gegeben werden können. Aber darin stimmen meine Erfahrungen mit denen von Buchner (Vorwort zum Praktikum der Zellenlehre I, Berlin 1915) überein, daß das

Beobachtungsvermögen beim Durchschnitt der Studierenden wohl ausreicht, um auch mit den stärksten Systemen zu arbeiten und zu einem Verständnis des mikroskopischen Bildes zu gelangen. Das bezeugen ja auch die bakteriologischen Kurse (für Medizinstudierende), in denen der Gebrauch der Immersionen nicht zu umgehen ist. Jedenfalls stellt aber auch wenigstens für zoohistologische Kurse die Benutzung der Ölimmersion durch jeden Teilnehmer ein erstrebenswertes Ziel dar. Selbst gelegentliche Demonstrationen in den Kursen unter Immersion vermögen daran nichts zu ändern. Nicht nur lassen sich zahlreiche wichtige Dinge aus der Zellenlehre gar nicht oder nur unvollkommen mit Trockensystemen beobachten, sondern es ist auch später dem Studierenden gewöhnlich nicht mehr möglich, sich einen Überblick über den Bau der Gewebe des gesamten Tierreiches zu verschaffen, wie er in vergleichend histologischen Übungen geboten werden sollte, und er bei den einfacheren Präparationsmethoden etwa zur Zeit Leydigs eher für den einzelnen erreichbar war. Der Mangel mag für den späteren Oberlehrer (und Arzt) unwesentlich sein, für den künftigen Forscher, wie auch sein besonderes Arbeitsgebiet sein wird, ist er aber gewiß von Bedeutung und auch auf ihn müssen die Kurse Rücksicht nehmen.

So lange man aber aus den angeführten Gründen auf den Gebrauch der Ölimmersionen verzichten will oder muß, erhalten die starken Trockensysteme eine ausschlaggebende Bedeutung, da sie in Kursen das einzige Mittel darstellen, feinere Strukturen zu untersuchen. Nun macht aber der Anfänger oft die Beobachtung, daß beim Übergang von einem mittleren zum starken Trockensystem eine ganz bedeutende Verschlechterung des Bildes eintritt. Er bemüht sich — und nicht nur der Anfänger tut dieses — den Nebel und die Unschärfe zu beseitigen, indem er die Blendenöffnung verkleinert, mit engem Beleuchtungskegel arbeitet, und so, immer auf Kosten der Helligkeit und gelegentlich sogar des Auflösungsvermögens, ein erträgliches Bild erzielt. Gewöhnlich glaubt er, die zuerst beobachtete Unschärfe beruhe auf der Unvollkommenheit des Objektives. Die Dunkelheit des Gesichtsfeldes veranlaßt ihn aber weiterhin, von den starken Trockensystemen möglichst wenig Gebrauch zu machen, und damit beraubt er sich, da ihm keine Immersion zur Verfügung steht, des Mittels zur Untersuchung feinerer Verhältnisse.

Mehr als einmal habe ich einem solchen mit den Leistungen des starken Trockensystems Unzufriedenen mittels der Abbe'schen Testplatte gezeigt, daß die Mängel des Bildes nicht dem Objektiv zuzuschreiben sind, sondern daß es sich einzig um die Wirkung einer unrichtigen Deckglasdicke (gelegentlich auch Tubuslänge) handelt. Da nun der von Scheffer (Wirkungsweise und Gebrauch

der Miskroskops, Leipzig und Berlin 1911, S. 113) ausgesprochene Wunsch, der Handel solle nur Deckgläser einer bestimmten, geeigneten Dicke auf den Markt bringen, bis jetzt noch der Erfüllung harrt, und auch bei richtiger Deckglasdicke dadurch eine Störung des Strahlenganges im Objektiv eintritt, daß eine zwischen Deckglas und Objekt gelegene Schicht des Einbettungsmittels wie eine Erhöhung der Deckglasdicke wirkt, so ist man praktisch darauf angewiesen, Objektive mit Korrektionsfassung zu gebrauchen, wenn man starke Trockensysteme voll ausnützen will. Und daß man mit solchen Objektiven auch die Kursmikroskope ausstattet, dafür möchte ich nachdrücklich eintreten. Man scheue die geringe Verteuerung der Objektive nicht, da diese Unkosten durch die Erweiterung ihres Wirkungsbereiches mehr als ausgeglichen werden.

Die Ausführung der neueren Objektive mit Korrektionsfassung ist so solid, daß ein Ausleiern nicht zu befürchten ist. Auch wende man nicht ein, daß ihre Handhabung zu umständlich sei: der Geübte läßt den Korrektionsring einige Male hin- und herspielen und die richtige Einstellung ist gefunden.

Daß die Benutzung der Objektive mit Korrektionsfassung so wenig verbreitet ist, liegt meiner Ansicht nach darin, daß der Einfluß der Deckglasdicke auf die Güte des Bildes zu selten ad oculos demonstiert wird. Ich möchte daher anregen, in der kurzen Besprechung, die wohl jeder Dozent als Einführung in den Gebrauch des Mikroskops seinem eigentlichen Kursthema vorausgeschickt, folgende bekannte Versuche mit der Abbe'schen Testplatte zu erwähnen und zu zeigen.

Die Testplatte stellt in ihrer neueren Form ein auf einen Objektträger gekittetes, keilförmiges Deckglas dar, in dessen versilberte Unterseite zackige Linien, das eigentliche Probeobjekt, eingerissen sind. Neben dem Deckglas befindet sich auf dem Objektträger eine Skala, die in hundertstel Millimeter die Dicke des Keiles (ungefähr innerhalb eines Intervalles von 0,1—0,2 mm) angibt. Man stelle nun ein mit Korrektionsfassung versehenes Objektiv (am besten einen Apochromaten, etwa 4 mm; dazu starkes Okular) durch Drehen am Korrektionsring für eine Deckglasdicke von 0,2 mm ein, benuzte dagegen als Objekt den Keil der Testplatte an der 0,1 mm dicken Stelle und öffne die Blende so weit, daß bei herausgenommenen Okular fast die ganze Öffnung des Objektivs von Licht erfüllt ist. Die Silberstreifen erscheinen alsdann äußerst unscharf. Durch Verkleinern der Blende werden sie deutlicher. Dann stelle man die alte Beleuchtung (weit geöffnete Blende) wieder her und verschiebe nun die Testplatte langsam nach ihrem dickeren Ende zu, indem man immer mit der Mikrometerschraube nachstellt. Man wird eine ständige Besserung des Bildes feststellen können,

und befindet sich die 0,2 mm dicke Stelle unter dem Objektiv, so erscheint das Bild frei von Nebel und Unschärfe und zwar bei weit geöffneter Blende!

Steht kein Objektiv mit Korrektionsfassung zur Verfügung, so betrachte man mit einem gewöhnlichen starken Trockensystem, für das die günstigste Deckglasdicke bekannt ist (bei Zeiß und auch bei Winkel in neuerer Zeit ist die richtige Deckglasdicke auf den starken Trockenobjektiven vermerkt), einmal die passende, dann eine zu dünne und schließlich eine zu dicke Stelle des Deckglaskeiles und vergleiche die Güte der Bilder. Ist die für das betreffende Objektiv geeignete Deckglasdicke nicht bekannt, so läßt sie sich leicht an der Skala der Testplatte ablesen, indem man unter Hin- und Herschieben der Platte das Bild größter Schärfe aufsucht. (Wer sich für weitere derartige Versuche interessiert, den verweise ich auf das treffliche Büchlein in den Übungen zur wissenschaftlichen Mikroskopie: Heft 3, Methoden zur Prüfung der Objektivsysteme u.s.w. von Ambronn und Köhler, Leipzig 1914.)

Ist keine Testplatte vorhanden, so stelle man folgenden Versuch an, der auch neben den erstgenannten gezeigt werden mag. Auf das Deckglas eines Dauerpräparates, dessen Dicke sich zum benutzten Objektiv als passend erwiesen hat (gefärbter Schnitt, der möglichst gleiche Struktur in ganzer Ausdehnung zeigt), befestige man mittels eines Tropfens Zedernöls ein zweites, halb so großes Deckglas, das den Schnitt zum Teil überlagert. Man stelle nun das Präparat so ein, daß der Rand des oberen Deckglases das Gesichtsfeld halbiert und somit nebeneinander der gleiche Schnitt einmal unter richtiger, das zweite Mal unter zu großer Deckglasdicke zu sehen ist. Der Einfluß der letzteren macht sich sehr unliebsam bemerkbar.

Wer sich mehrmals solche Versuche vorführt, wird wohl zur Überzeugung kommen, daß eine unrichtige Deckglasdicke die Güte des Bildes bei starken Trockensystemen ganz erheblich verschlechtert, und das um so mehr und auffallender, je vollkommener die Strahlenvereinigung des betreffenden Objektives an sich ist.

Mancher Studierende, der diese Versuche gesehen hat, möchte auch wohl Aufschluß darüber haben, warum die Dicke des Deckglases von so erheblichen Einfluß auf die Güte des Bildes ist. Diese altbekannten Verhältnisse lassen sich an Hand einiger schematischer Figuren, begleitet etwa von folgender Erörterung verständlich machen. Die Strahlen verschiedener Neigung zur Achse, welche von einem unter dem Deckglas gelegenen Objektpunkt ausgehen, werden bei ihrem Durchgang durch das Deckglas gebrochen (parallel verschoben). Verlängert man sie alsdann durch das Deckglas rückwärts, so ergibt sich, daß sie sich mit zunehmender Neigung zur Achse (= mit steigendem Öffnungswinkel) in Punkten

schneiden, die dem Objektiv immer näher liegen. So treten durch die Wirkung des Deckglases an Stelle des Bildes des einen Objektpunktes eine Reihe übereinandergelegener virtueller Bilder desselben. Das Deckglas erzeugt also ein Bild des Objektes, das mit sphärischen Aberrationen behaftet ist. Bildet man andererseits ein Objekt durch eine gewöhnliche Linse ab, so schneiden sich bekanntlich die Randstrahlen in einem der Achse nähergelegenem Punkte als die Zentralstrahlen (sphärische Aberration eines unterverbesserten Systems). Vertauscht man bei einem solchen Strahlengang, was zulässig ist, Bild- und Objektraum miteinander, so würde eine derartige Linse mehrere hintereinander auf ihrer Achse gelegene Objekte in einem Punkt abbilden können. Ein Vergleich des durch die Wirkung des Deckglases hervorgerufenen Strahlenganges mit dem in einem solchen unterverbesserten System zeigt, daß es möglich ist, die Wirkung einer gewissen (zu großen) Deckglasdicke durch eine bestimmte Unterverbesserung des Objektives auszugleichen. Umgekehrt läßt sich die Wirkung eines zu dünnen Deckglases durch Überverbesserung des Systems aufheben. Demgemäß darf ein starkes Trockensystem nie ohne Deckglas gebracht werden; ist dies notwendig, z. B. bei Anwendung der Opakilluminators, so muß das Objektiv besonders hierfür korrigiert sein. Auch das Drehen am Ring eines Objektives mit Korrektionsfassung bewirkt eine Änderung seiner sphärischen Korrektion, welche sich zur jeweiligen Deckglasdicke so verhält, daß sie die durch jene bedingte sphärische Aberration beseitigt.

Ich würde es auch für richtig halten, bei der Einführung in einen histologischen Kurs neben der kurzen Erläuterung der Wirkungsweise des Mikroskops auf Grund der geometrischen Abbildung, auch die Grundzüge der Abbe'schen Theorie der sekundären Bilderzeugung in ihren Umrissen vorzutragen (Versuche mit dem Abbe'schen Diffraktionsapparat!), oder wenigstens darauf hinzuweisen, daß die geometrische Abbildung nicht alle Erscheinungen des mikroskopischen Bildes zu erklären vermag, vor allem nicht die Abhängigkeit der Auflösung vom Öffnungswinkel des Objektivs. Das dürfte sich um so mehr empfehlen, als in den physikalischen Vorlesungen, die Biologen und Mediziner zu besuchen pflegen, diese Dinge meist nicht berührt werden. Ein wissenschaftlich arbeitender Mikroskopiker sollte aber mit der Wirkungsweise seines Instruments einigermassen vertraut sein.

So lange Objektive mit Korrektionsfassung nur in dem jetzigen geringen Umfange gebraucht werden bezw. vorhanden sind, ist man auf den Ausgleich der Deckglasdicke mittels Verlängerung oder Verkürzung des Tubus (durch Verstellung des Tubusauszugs) angewiesen. Tubusverlängerung erzeugt nämlich Überkorrektion, Tubusverkürzung Unterkorrek-

tion. Es wird also die Wirkung eines zu dicken Deckglases (s. o.) durch Verkürzung des Tubus, die eines zu dünnen durch seine Verlängerung ausgeglichen. Seit Jahren pflege ich im mikrotechnischen Kurs diese Regel den Praktikanten in folgender Weise einzuprägen. Man stelle sich die Entfernung von der Oberfläche des Objektes bis zum oberen Tubusrand als eine unveränderlich einzuhaltende Größe vor. Ist das Deckglas zu dick, dann wird diese Konstante gewissermaßen vergrößert; diese Vergrößerung muß dann durch eine Verkürzung des Tubus ausgeglichen werden; umgekehrt bei zu dünnem Deckglas! Daß es sich hier selbstverständlich nicht um eine Erklärung, sondern nur um ein mnemotechnisches Hilfsmittel handelt, geht aus dem oben Gesagten hervor. Wie mittels schiefer Beleuchtung festgestellt werden kann, ob in einem gegebenen Falle Überverbesserung oder Unterverbesserung bezw. zu dickes oder zu dünnes Deckglas vorliegt, das möge man in dem genannten Büchlein von Ambronn und Köhler nachlesen. Bei Siedentopf (Z. f. wiss. Mikr. **25**, 1908, S. 279) findet sich eine Tabelle für die Achromate DD, E, F, die Apochromate 4 und 3 mm, in der angegeben ist, um wie viel der Tubus bei einem bestimmten + oder — an Deckglasdecke zu verkürzen bezw. zu verlängern ist.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich auch, daß man die Tubuslänge richtig einhalten soll, wenn man mit stärkeren Trockenobjekten arbeitet, daß man nicht etwa, wie es häufig geschieht, den Tubus einstoßen darf, weil das Mikroskop zu hoch ist. Solche Unbequemlichkeit muß auf anderem Wege, durch geeignete Tische und Stühle, beseitigt werden. Eine Änderung der vorgeschriebenen Tubuslänge sollte nur vorgenommen werden, um den Einfluß der Deckglasdicke aufzuheben oder um durch die mit der Änderung der Tubuslänge verbundene Änderung der Vergrößerung die letzte oder den Mikrometerwert auf grade Zahlen abzurunden, was bei manchen Zeichnungen und Messungen von Vorteil sein kann.

Die Preisverzeichnisse der optischen Werkstätten, vor allen die von Zeiß, ebenso natürlich die Bücher, welche in den Gebrauch des Mikroskops einführen, weisen nachdrücklichst auf den Einfluß von Deckglasdicke nnd Tubuslänge für die Güte des mikroskopischen Bildes und auf die Vorteile von starken Trockensystemen mit Korrektionsfassung hin. Auch findet sich eine Bemerkung über diese Verhältnisse öfter auf den Vergrößerungstabellen, welche den Instrumenten beigegeben werden. Trotzdem finden diese Hinweise — ich achte schon Jahre lang darauf, ob sie befolgt werden — nur selten die nötige Beachtung. Zwar ist wohl gegen früher eine Besserung in diesen und ähnlichen Dingen in der Handhabung des Mikroskops eingetreten, vornehmlich durch die

vom Institut für wissenschaftliche Mikroskopie in Jena inaugurierten Ferienkurse und durch Vorlesungen, die an gewissen Universitäten von berufener Seite abgehalten werden. Aber vieles bleibt noch zu wünschen, und diese Tatsache möge zur Rechtfertigung des vorstehenden Aufsatzes dienen, der ja nichts neues dem Bestand der Mikrotechnik hinzufügen will.

Mahnungen verhallen meist ungehört; das wird wohl auch das Schicksal der vorstehenden Zeilen sein. Solche Leser, die in ihrer Praxis nicht gegen die hier besprochenen Regeln verstoßen, werden den Aufsatz überflüssig finden, andere, die sich bisher nicht an Deckglasdicke, Tubuslänge u. s. w. gestört haben, werden auch weiterhin so fort arbeiten. Wenn ich aber auch nur einen jetzigen oder künftigen Dozenten veranlassen sollte, im Unterricht mehr zu betonen als bisher, wie wichtig diese Regeln für die Praxis des Mikroskopikers sind, so halte ich den Zweck dieser Zeilen für erfüllt.

Über die Durchtränkung des Epithels mit Sauerstoff.

Von Paul Schiefferdecker.

In zwei in letzter Zeit erschienenen Arbeiten hat P. G. Unna (4 u. 5) die Sauerstofforte und Reduktionsorte in verschiedenen Organen behandelt. Er findet dabei, daß alle Kerne „Sauerstofforte" sind, d. h. daß sie imstande sind, freien Sauerstoff abzugeben. Sie besitzen also kein Sauerstoffbedürfnis. Sie stehen damit in einem gewissen Gegensatze zu dem Protoplasma der Zellkörper, das sich sehr verschieden verhalten kann: es kann bald fast ganz Sauerstoffort sein, bald fast ganz Reduktionsort, d. h. es kann die Eigenschaft besitzen den Sauerstoff an sich zu reißen. Es hängt dies davon ab, wie weit Granula oder Tröpfchen in das wabenförmige Grundgerüst des Protoplasmas eingelagert sind, die Sauerstofforte darstellen; so sind s. B. die Mastzellen im wesentlichen Sauerstofforte. Weiter kann der Kern durch Abgabe von Sauerstoff das Protoplasma mit solchem erfüllen. Der Zellsauerstoffort, der Kern, gibt eben mehr oder weniger Sauerstoff an das Protoplasma ab. Durch diese Erkenntnis wird das Verständnis für die Einwirkung des Kernes auf die Zelle wesentlich gefördert. Nun hebt Unna weiter hervor, daß das Epithel seinen Sauerstoff selbstverständlich erhält von dem gefäßführenden Bindegewebe aus, woraus hervorgehe, daß die tiefste, die Zylinderschicht der Epidermis, die Keimschicht, am besten geeignet sei, Zellvermehrungen einzuleiten, da in ihr am meisten Sauerstoff enthalten sei. Auch aus den Abbildungen geht hervor, daß diese Schicht augenscheinlich nicht nur in den Kernen, sondern auch in dem gesamten Protoplasma sehr viel Sauerstoff enthalten muß, die Kerne

heben sich in ihr von dem Zellkörper gar nicht oder kaum ab. Weiter hebt Unna hervor, daß die Lungen insofern ganz besonders praktisch eingerichtet seien, als in ihnen das gesamte bronchiale Zuführungssystem ein Epithel besitze, das nicht nur in seinen Kernen, sondern auch in den Zellkörpern so viel Sauerstoff enthalte, daß die durchströmende Luft keinen Sauerstoff verlieren könne, sondern mit ihrem gesamten Vorrate davon in die Alveolen gelange. In diesen wird dann der Sauerstoff von den stark reduzierenden Alveolarepithelien massenhaft aufgenommen und wieder an die ebenfalls und noch stärker reduzierenden roten Blutkörperchen abgegeben. Auch in den Drüsen finden sich nach Unna ähnliche derartige Einrichtungen, so geben die schmalen Schenkel der Henleschen Schleifen und die geraden Harnkanälchen, die ja Ausführungsgängen entsprechen, Sauerstoff an den in den sonstigen Abschnitten der Nierenkanälchen, die mit reduzierendem Epithel versehen sind, gebildeten Harn ab, und machen diesen wieder sauerstoffhaltig. Ähnliches gilt von den Ausführungsgängen der Schweißdrüsen, von denen Unna schon früher angegeben hatte, daß sie von reichen Blutgefäßnetzen umgeben seien. Der Sauerstoff desinfiziert und so ist es nützlich, wenn Körperflüssigkeiten, die auf die Oberfläche des Körpers entleert werden, sauerstoffhaltig sind. Mir scheint diese Anschauung durchaus annehmbar zu sein und einen interessanten Einblick in die Körperwirtschaft zu gewähren.

In bezug darauf, wie das Protoplasma der Zellen in den genannten Gegenden zu seinem Sauerstoffreichtume kommt, spricht sich Unna dahin aus, daß es denselben durch die Kerne erhält. Nun ist ja wohl sicher richtig, daß der Kern mit seinem Sauerstoffvorrate auf das Zellprotoplasma einwirkt, und daß man hierin einen Teil der Bedeutung des Kernes zu sehen haben wird, es erscheint mir aber fraglich, ob man den Sauerstoffreichtum des Epithels des ganzen Luftzuführungssystemes so wird erklären können. Auch die Keimschicht der Epidermis erscheint so gleichmäßig und stark von Sauerstoff erfüllt, daß man schwer annehmen kann, daß nur die Kerne die Zellen so stark damit erfüllt haben. Nun habe ich in meiner Bearbeitung der Histologie der Nasenschleimhaut in dem Handbuche der Laryngologie und Rhinologie von Paul Heymann (1896) (1, S. 111—114 und S. 134—140) und auch in einem Vortrage in der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde (2) aus demselben Jahre näher die Kanälchen beschrieben, welche in der Nase die Basalmembran durchbohren und einer lymphartigen Flüssigkeit den freien Durchtritt zwischen die Epithelzellen gestatten. Diese vor mir schon von Heiberg (6) und Chatellier (7) beschriebenen Kanälchen habe ich damals „Basalkanälchen" genannt. Meiner Meinung nach hängen sie, wie ich damals mich ausgesprochen habe, zusammen mit dem Saftspalten- oder Saftlückensysteme

des Bindegewebes der Schleimhaut. Aus diesem würde also fortdauernd ein Flüssigkeitsstrom durch die Basalmembran hindurch zwischen die Epithelzellen treten können und diese dauernd umspülen. Er würde schließlich, an der Oberfläche des Epithels angelangt, auf die freie Fläche austreten und diese mit einer dauernd vorhandenen Flüssigkeitsschicht bedecken. Diese Schicht würde einmal das Innere der Nase dauernd feucht erhalten und zweitens den Flimmern dieser Nasenoberfläche Gelegenheit geben, sich zu bewegen. Selbstverständlich können diese feinen und hinfälligen Gebilde nicht in der Luft schwingen, sondern nur in einer ihrer Zusammensetzung nach ihnen angepaßten Flüssigkeitsschicht. An dieser haften auch die auffliegenden Stäubchen und werden von den als Besen wirkenden Flimmern nach außen getrieben und entleert. Diese Flüssigkeitsschicht ist demnach für die dauernde Befeuchtung der Nase und für die schützende Tätigkeit ihres Flimmerepithels von größter Bedeutung. Sie scheint nur sehr wenig Eiweiß zu enthalten und ist wahrscheinlich auch verschieden von der Lymphe. In direktem Zusammenhange mit Lymphgefäßen stehen die Kanälchen nicht und die Saftspalten wahrscheinlich auch nicht, so ist es durchaus möglich, daß die in ihnen enthaltene Flüssigkeit von der Lymphe etwas verschieden ist. Mit diesem Flüssigkeitsstrome wandern auch Leukozyten zwischen die Epithelzellen hinein aus dem Bindegewebe heraus. Die Sekrete der Drüsen der Nasenschleimhaut mischen sich dieser die Epitheloberfläche überziehenden Flüssigkeitsschicht bei und ergeben mit ihr zusammen eine Mischung, welche für die Tätigkeit der Flimmern geeignet ist. Ich habe in meiner früheren Arbeit schon hervorgehoben, daß dieser dauernd durch das Nasenepithel hindurchtretende Flüssigkeitsstrom sehr geeignet sein werde, um Bakterien von einem Eindringen in das Epithel abzuhalten, und daß aus diesem Grunde auch die offenen Kanälchen keine Gefahr für den Körper darstellten, da Bakterien sie nicht zum Eintritte in den Körper benutzen könnten. Es ist ja zweifellos, daß auf diesem Wege der Körper fortdauernd Flüssigkeit verliert, aber dieser Verlust wird unter normalen Verhältnissen nur unwesentlich sein, bei Schnupfen freilich wird er erheblicher werden können und namentlich auch, wenn infolge chronischer Reizzustände die Nasenschleimhaut hypertrophiert, wobei sowohl die Saftspalten wie die Basalkanälchen ganz erheblich weiter werden, wie ich das in meiner damaligen Arbeit nachgewiesen habe. Aus diesem Grunde waren die Basalkanälchen auch zuerst bei hypertrophischer Schleimhaut gefunden worden; ich habe sie aber auch bei normaler Schleimhaut finden können und zwar im Anfange meiner Arbeit, als ich von ihrer Existenz noch gar nichts wußte, erst später ersah ich aus der Literatur, daß sie schon gefunden waren. Ich habe nun damals

schon hervorgehoben, daß dieser Flüssigkeitsstrom nicht nur mechanisch Bakterien von dem Eindringen in das Epithel abhalten werde, sondern auch geeignet sein werde, dieselben abzutöten, da, wie wir wüßten, die Körperflüssigkeiten diese Eigenschaft besäßen. Nach den Mitteilungen von Unna wird diese Fähigkeit zur Desinfektion nun auch verständlich, denn, wenn wir annehmen, daß dieser Saftstrom viel Sauerstoff enthält, dann wird er durch diesen schon desinfizierend wirken, ob allein hierdurch, bleibt vorläufig unbekannt. Da dieser Saftstrom aber der Gegend der bindegewebigen Schleimhaut entstammt, in der die Kapillarausbreitung liegt, von der aus das Epithel ernährt wird, so ist die Annahme eines reichen Gehaltes an Sauerstoff durchaus gerechtfertigt. Ist dieses aber der Fall, dann wird der Sauerstoffreichtum des Epithels auch verständlich: dann brauchen nicht mehr die Kerne soviel Sauerstoff an die Zellen abzugeben, sondern der Flüssigkeitsstrom versorgt die Zellen reichlich damit und genügt an sich vollkommen dazu, die Wand des ganzen Zuleitungssystemes so mit Sauerstoff zu sättigen, daß der Sauerstoff der durchtretenden Atmungsluft ungefährdet bis in die Alveolen gelangen kann. Es würde dies eine weitere Eigenschaft dieses Flüssigkeitsstromes sein, an die bisher wohl noch Niemand gedacht hat. Nun habe ich in meinen damaligen Mitteilungen (1, 2) schon angegeben, daß ich diese Basalkanälchen auch in Kehlkopf und Luftröhre genau in derselben Weise gefunden habe, wie in der Nase, und Heymann (3) hat diesen meinen Befund bestätigt. Man wird also wohl annehmen dürfen, daß dieser eigenartige Bau sich durch das ganze Zuleitungssystem hindurch finden wird, überall mit derselben Wirkung. So würde die Beobachtung von Unna durch diese alten Beobachtungen von mir vervollständigt werden. Wie weit dieser Flüssigkeitsstrom gleichzeitig auch zu Ernährung des Epithels dienen wird, läßt sich nicht sagen. Er würde an sich sicher geeignet dazu sein, und die Epithelschicht der größeren Abschnitte des Zuleitungssystemes ist so dick, daß aus diesem Grunde schon ein sie durchziehender Ernährungsstrom sicher praktisch erscheinen würde. Andererseits habe ich damals schon gefunden und darauf aufmerksam gemacht, daß die Kapillarien sehr dicht an das Epithel herantreten, teilweise die Basalmembran verdünnend, ja teilweise noch bis in das Epithel hineinreichen, so daß also auch auf diesem Wege möglichst für eine gute Ernährung gesorgt ist. Bei Schleimhautreizung wird durch Erweiterung der Blutgefäße eine wesentliche Vermehrung dieser Flüssigkeitsströmung eintreten können, infolgedessen eine weit stärkere Durchspülung des Epithels und eine starke Verdickung der Oberflächenschicht der Flüssigkeit und damit dann eine weit stärkere und flüssigere Abscheidung aus der Nase, wie wir das vom Schnupfen her kennen und auch schon bei der Einwirkung von kalter Luft

auf die Schleimhaut beobachten können, namentlich im höheren Alter, wenn die Schleimhaut infolge chronischer Reizung schon mehr oder weniger hypertrophiert ist. Daher dann auch der bekannte „Greisentropfen".

Wie sind die Verhältnisse nun bei der Oberhaut? Ich habe oben schon angegeben, daß nach den Untersuchungen von Unna die „Keimschicht" sehr stark von Sauerstoff erfüllt ist, weiter in die polygonalzelligen Schichten des Rete hinein scheint dieser Reichtum an Sauerstoff rasch abzunehmen, immerhin sind auch hier die tieferen Schichten noch deutlich reicher daran. Ich muß nun sagen, daß diese sehr starke Sauerstoffdurchtränkung der tieferen Schicht mir auch hier in ihrer Gleichmäßigkeit durchaus den Eindruck macht, daß nicht nur die Kerne Sauerstoff an die Zellen abgeben, sondern daß wir es auch hier mit einer Flüssigkeitsdurchtränkung zu tun haben. Es ist eine solche Annahme ja auch durchaus möglich, die Spalten zwischen den Zellen, durch welche die bekannten Stacheln hindurchziehen, die ja jetzt auch als Zellbrücken angesehen werden, würden einer Flüssigkeit weit hinein in die Schicht den Eintritt gestatten. Allerdings müßte man dann die weitere Annahme machen, daß der Sauerstoff dieser Flüssigkeit entweder sehr schnell sich verringert, wohl durch die Aufnahme von seiten der Zellen, oder daß die Zellen der oberflächlichen Schichten sehr rasch die Fähigkeit verlieren, als Sauerstofforte zu dienen, denn die Intensität ihrer Färbung nimmt schnell ab. Beides ist möglich, auch zusammen, denn wir wissen, daß die Zellen sich verändern. Hier bei der Oberhaut sind keine Basalkanälchen vorhanden, es wird daher der Flüssigkeitsstrom, der zwischen die Zellen eindringt, bei weitem nicht so stark sein, wie bei der Respirationsschleimhaut, immerhin wird aber eine genügende Menge von Flüssigkeit durch die Basalmembran hindurchtreten, um die feinen Spalten zwischen den Zellen zu erfüllen. In der Epidermis findet ja kein Abströmen auf die Oberfläche statt und aus diesem Grunde schon genügt eine weit geringere Menge. Bei dicken Epithelien, seien sie geschichtet oder bodenständig, scheint mir überhaupt für die Ernährung eine Flüssigkeitsdurchspülung oder -Durchtränkung die beste, ja vielleicht die einzig mögliche Art zu sein, wie für die Ernährung gut gesorgt werden kann.

Das Vorhandensein einer solchen zwischen den Zellen des Rete befindlichen Flüssigkeit habe ich auch schon angenommen in meiner Hautdrüsenarbeit, über die ich vor kurzem eine vorläufige Mitteilung (8) habe erscheinen lassen. Ich habe darin, im Anschlusse an Unna, angenommen, daß die zwischen den Epithelzellen befindliche Flüssigkeit übertritt in den letzten, im Epithel verlaufenden Abschnitt des Schweißdrüsenausführungsganges, in das „Endstück", und sich so dem Schweiße beimischt. Durch diese Bei-

mischung würde demnach der „Schweiß“ schon reicher an Sauerstoff werden. Wenn nun, wie Unna hervorgehoben hat, auch die in dem Corium gelegenen Abschnitte der Schweißdrüsenausführungsgänge, die im wesentlichen meinem „Mittelstücke“ entsprechen, als Sauerstofforte anzusehen sind, von denen aus ebenfalls wieder Sauerstoff an den durchfließenden Schweiß abgegeben wird, so würde der größte Teil des Ausführungsganges zu der Versorgung des Schweißes mit Sauerstoff geeignet sein. Daraus würde folgen, daß der Schweiß sehr reich an Sauerstoff auf die Haut austritt. Ob er durch diese Sauerstoffbeimischung auch noch chemisch verändert wird, wäre näher zu erwägen. Wie ich oben schon erwähnt habe, hat Unna schon früher hervorgehoben, daß der Schweißdrüsenausführungsgang in dem Corium von auffallend reichen Gefäßnetzen umsponnen wird, und hieraus schon auf eine besondere Bedeutung des Ausführungsganges für den Schweiß geschlossen. Dieser Gefäßreichtum würde für die Versorgung mit Sauerstoff natürlich sehr günstig sein. Ob nun in diesem Falle das Epithel des Ganges allein den Sauerstoff abgibt, oder ob auch hier noch ein sauerstoffreiches Serum durch die Wand hindurchtritt, muß zweifelhaft bleiben. Im letzteren Falle würde der von der Drüse gelieferte „Schweiß“ noch weiter verdünnt werden. Bei der sehr geringen Menge von Schweiß, die unter normalen Verhältnissen auf die Haut abgesondert wird, wird die Menge des zutretenden Serums überhaupt nur äußerst gering sein können, anders wird die Sache bei starker Schweißabsonderung liegen, bei der wahrscheinlich recht bedeutende Mengen von Serum dem Sekrete der Drüsen sich beimischen werden. Die Erweiterung der Hautgefäße, vielleicht auch eine größere Abgabe von Flüssigkeit und Sauerstoff aus denselben unter Nerveneinfluß wird dabei eine wesentliche Rolle spielen. In solchen Fällen wird dann wohl auch eine Erhöhung der Atmungstätigkeit zum Ersatze des verlorenen Sauerstoffes eintreten. Damit wird dann weiter eine erhöhte Herztätigkeit verbunden sein. Da gleichzeitig auch eine erhöhte Tätigkeit der Schweißdrüsenknäuel eintreten wird, so wird auch eine stärkere Entgiftung des Körpers vor sich gehen. Eine solche wird sehr erwünscht sein, wenn die starke Schweißabsonderung als Folge einer erhöhten Tätigkeit des Körpers eintritt, bei der naturgemäß auch viele Exkretionsstoffe erzeugt werden, sie wird aber auch wesentlich sein können bei so manchen Erkrankungen, bei denen ein starkes Schwitzen als Heilmittel angewandt wird. Der Erfolg wird auch hier sein: Hebung von Atmungs- und Herztätigkeit und Ausscheidung von Giftstoffen, was bei beginnender Krankheit, bei der diese Tätigkeiten geschwächt sein können, von Bedeutung sein wird. Nach dem, was ich in meiner Hautdrüsenarbeit angegeben habe, wird es sich bei dieser Schweißdrüsentätigkeit im wesentlichen um meine

„ekkrinen“ oder „e-Drüsen“ handeln. Diese allein behandelt auch Unna in seinen Sauerstoffarbeiten.

Zwischen der inneren Körperoberfläche in den zuführenden Luftwegen und der äußeren Körperoberfläche, der Haut, besteht also eine Übereinstimmung darin, daß auf die sie bekleidenden Epithelien sauerstoffhaltiges Körperserum stärker einzuwirken vermag: auf die erstere infolge einer direkten Durchströmung des ganzen Deckepithels bis auf die Oberfläche hin, so daß auf dieser eine Flüssigkeitsschicht sich dauernd zu erhalten vermag, auf die letztere, die Haut, in Folge der Durchströmung der tieferen Schichten der Epithellage bis zu dem Drüsenausführungsgange hin und durch die Wand dieses in ihn hinein, so daß auf diese Weise das sauerstoffhaltige Serum zusammen mit dem Sekrete der Schweißdrüsen auf die Oberfläche der Haut entleert wird. Es ist dies in letzterem Falle der gegebene Ausweg, da der direkte Weg durch das Epithel hindurch hier durch die besonderen Differenzierungsverhältnisse des Oberhautepithels versperrt ist.

In umgekehrter Richtung werden die Schweißdrüsenausführungsgänge auch dazu dienen können, Stoffe von außen her in den Körper zu befördern, für welche die Epidermis undurchlässig ist. Das ist ja auch bekannt. Es wird da genügen, wenn solche aufzunehmenden Stoffe in das Endstück des Ganges eindringen; eben bis in die Gegend des Rete.

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß ein Teil des Sauerstoffes, den wir einatmen, verbraucht wird für die Auffüllung von Körperflüssigkeiten und Drüsensekreten, die unseren Körper verlassen. Dieser voraussichtlich zur Desinfektion verbrauchte Sauerstoff muß also auch fortdauernd durch die Lungen wieder ersetzt werden. Wie groß die Menge dieses so verbrauchten Sauerstoffes ist, und welche Bedeutung dieser Verbrauch infolgedessen für unsere Atmung hat, müßte noch festgestellt werden.

Diese kleine Mitteilung möge zugleich zur Ergänzung meiner Hautdrüsenarbeit dienen, in der ich auf diese so interessante Sauerstoffverteilung nicht eingegangen bin. Die letzte Arbeit von Unna erschien erst, als mein Manuskript schon abgeschlossen und ich mit anderen Untersuchungen schon beschäftigt war und die vorhergehende Arbeit, welche erschien, während ich mit der Niederschrift beschäftigt war, habe ich bei dem ungemein großen Reichtume an Tatsachen und Beobachtungen, die bei jener Arbeit zu berücksichtigen waren, nicht genügend beachtet. Jetzt noch mit dieser Ergänzung bis zu dem Erscheinen meiner großen Arbeit zu warten, erschien mir auch nicht praktisch, da es vorläufig noch gar nicht abzusehen ist, wann die Kriegsschwierigkeiten soweit nachgelassen haben werden, daß ein Erscheinen meiner Arbeit möglich sein wird. Außerdem erschien mir auch die Besprechung der Lungenverhältnisse hinreichend interessant.

Literatur.

1. Schiefferdecker, Paul, Histologie der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen. (In: Handb d. Laryngol. u. Rhinol. von Paul Heymann, Bd. 3, Die Nase, Afred Hölder, Wien 1900, S. 87—151, m. 12 Fig. i. Text. Als Lieferung erschienen 1896.)
2. Ders., Über Befunde bei Untersuchung der menschlichen Nasenschleimhaut. (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, Med. Sektion, Sitz. 21. Jan. 1896, S. 2—12.)
3. Heymann, Paul, Die Histologie der Schleimhaut des Kehlkopfes und der Luftröhre. (In: Handb. d. Laryngol. u. Rhinol. von Paul Heymann, Bd. 1, Hälfte 1, Kehlkopf und Luftröhre, Alfred Hölder, Wien 1898, S. 134—164, m. 6 Fig. i. Text.)
4. Unna, P. G., Die Sauerstofforte und die Reduktionsorte. Eine histochemische Studie. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, Abt. 1, 1915, S. 96—150, mit 6 Taf.)
5. Ders., und Golodetz, L., Neutralviolett extra. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. 1, 1917, S. 69—97, mit 1 Taf.)
6. Heiberg, H., Kortare meddelanden I. Et åbend Saftkanalsystem i Slimhinderne. (Nord. med. Ark. Bd. 4, Nr. 6, 1872, S. 1—6, mit 1 Taf.)
7. Chatellier, H., Canalicules perforants de la membrane basale de la muqueuse nasale hypertrophiée. (Ann. d. malad. d'oreille, du larynx etc. T. 13, 1887, p. 233—239.)
8. Schiefferdecker, Paul, Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung sowie die Muscularis sexualis. (Vorläufige Mitteilung.) (Biol. Zentralbl. Bd. 37, 1917, Nr. 11, S. 534—562).

Wirkungen des Lichts auf die Pflanze[1]).

Von San.-Rat Dr. Fritz Schanz, Augenarzt in Dresden.

Als Lebensfaktor hat man das Licht sicher von Anbeginn des Lebens an erkannt. Es wirkt auf die lebende Zelle als chemischer Reiz. Wir erkennen dies an den Reaktionen, die es an den lebenden Geweben erzeugt. Die chemischen Veränderungen, die es dabei direkt hervorruft, waren uns bis vor kurzem noch unbekannt. Den ersten Einblick in die Wirkungen des Lichts auf den lebenden Organismus erhielten wir, als Finsen uns zeigte, daß die Veränderungen, die wir bei intensiver Lichteinwirkung auf die Haut beobachten, vor allem von den kurzwelligen Lichtstrahlen erzeugt werden, die unser Auge als Licht nicht mehr wahrzunehmen vermag, die im Spektrum jenseits von Violett liegen, und die wir deshalb als ultraviolette bezeichnen. Mit solchen Strahlen hat Finsen in der Haut Reaktionen erzeugt, durch die gewisse Krankheitsherde zerstört wurden. Der Umstand, daß mittelst Licht Heilwirkungen zu erzielen waren, veranlaßte die Ärzte, die Wirkungen des Lichtes auf den menschlichen Organismus weiter zu studieren. Ihr Eifer wurde noch erhöht, als sich vor allem durch die Arbeiten von Bernhard[2]) und Rollier[3]) zeigte, daß mittelst Licht auch innere Leiden, die der

1) Mit Benützung eines in der naturf. Gesellschaft Isis in Dresden am 29. November 1917 gehaltenen Vortrages: Licht und Leben.

2) Heliotherapie im Hochgebirge, Verlag von Enke in Stuttgart 1912.

3) Korrespondenzblatt Schweizer Ärzte, 1904, Nr. 12.

direkten Bestrahlung gar nicht zugängig sind, durch Besonnung günstig beeinflußt werden.

Unsere Kenntnisse über die Lichtwirkung auf die lebenden Organismen wurden weiter wesentlich gefördert durch v. Tappeiner[4]) und seine Schüler. Ihnen war aufgefallen, daß Infusorien bei sehr großer Verdünnung gewisser Farbstoffe zugrunde gingen, während sie manchmal bei ungleich höherer Konzentration am Leben blieben. Als Ursache stellte sich heraus, daß dies davon abhängt, ob gleichzeitig Licht auf die Infusorien einwirkt oder nicht. Diese Wirkung, die v. Tappeiner als photodynamische bezeichnete, wurde vom Eosin, Erythrosin und einer großen Anzahl anderer Farbstoffe festgestellt. Die Fluorescenz solcher Stoffe erschien dabei Bedingung. Auch Toxine, Fermente und ähnliche Stoffe tierischer und pflanzlicher Organismen werden unter gleichen Bedingungen im Licht zerstört, und Zellen höherer Organismen (Flimmerepithel, rote Blutkörperchen) können auf diese Weise schwer geschädigt werden. Auch Warmblüter, selbst Menschen, kann man mit solchen Mitteln hochgradig photosensibel machen und in kurzer Zeit mittelst Licht so schädigen, daß sie unter Erscheinungen von Sonnenstich-Hitzschlag eingehen. Im Dunkeln sind solche Stoffe wirkungslos, sie wirken nur in Gegenwart des Lichtes, sie werden nicht etwa wirksam, weil sich im Licht eine Substanz bildet, die giftig wirkt. Man kann solche Mittel lange belichten, sie werden um nichts giftiger, nur das Zusammentreffen des Lichtes mit dem Farbstoff im Organismus veranlaßt die Schädigung.

Meine Untersuchungen über die Lichtreaktion der Eiweißkörper (Pflüger's Arch. f. Physiol. 1916, Bd. 164) haben die Frage noch weiter geklärt. Ich war zu diesen Untersuchungen veranlaßt durch Arbeiten über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf das Auge. Unsere Netzhaut vermag diese Strahlen direkt nicht wahrzunehmen. Unter gewissen Umständen aber vermögen sie am Auge schwere Entzündungen auszulösen. Es ist dies der Fall, wenn wir von der Tiefebene ins Hochgebirge kommen, oder wenn wir uns dem Licht intensiver elektrischer Lichtquellen aussetzen. Diese Entzündungen sind als Schneeblindheit und elektrische Ophthalmie bekannt. Sie werden aber nur von den äußeren ultravioletten Strahlen erzeugt. Die inneren ultravioletten Strahlen, die auch das Tageslicht in der Tiefebene noch enthält, sind nicht imstande, solche Entzündungen auszulösen. Die Grenze der inneren und äußeren ultravioletten Strahlen wird man zwischen λ 320 und 300 $\mu\mu$ zu suchen haben. Ich legte mir die Frage vor, wie wirken die inneren ultravioletten Strahlen auf das Auge. Die inneren ultravioletten Strahlen werden von der Augenlinse absorbiert. Dieselbe fluoresziert lebhaft unter deren Einwirkung. Wie kommt es, daß wir mit diesen Strahlen an der Linse keine Reaktionen zu erzeugen vermögen? Wirken diese Strahlen auf die Linse nicht als Reiz, oder vermag die Linse auf diesen Reiz nicht zu reagieren? Das letztere ist der Fall. Die Linse ist nerven- und

4) Strahlentherapie Bd. 2.

gefäßlos. Es fehlt ihr der Apparat, der nötig ist, um eine Reaktion auszulösen. In der Linse finden wir aber eine Veränderung, die im Laufe des Lebens zunimmt und die darin besteht, daß sich auf Kosten der leichtlöslichen Eiweißkörper schwerer lösliche bilden. Diese Veränderung der Eiweißkörper halte ich für die Wirkung, die das Licht direkt an dem Eiweiß erzeugt und die in anderen Geweben die Lichtreaktion auslöst. Da in der Linse jede Reaktion fehlt, die diese Veränderung ausgleicht, so summiert sie sich während des ganzen Lebens und erzeugt mit zunehmendem Alter die Verdichtung des Linsenkerns, die im Alter von 40—50 Jahren am normalen Auge als Altersweitsichtigkeit in Erscheinung tritt. Geht der Prozeß weiter, so kommt es zu Trübungen der Linse, zum Altersstar.

Durch zahlreiche klinische Beobachtungen und experimentell habe ich diese Anschauung stützen können[5]). Ich habe gezeigt, daß wir in Lösungen von Linsen-, Eier- und Serumeiweiß mittelst Licht ganz gesetzmäßig Zustandsänderungen hervorzurufen vermögen: In bis zur Chlorfreiheit dialysierten Eiweißlösungen werden durch Licht die leichtlöslichen Eiweiße in schwerer lösliche übergeführt, und es gibt zahlreiche Stoffe, welche diesen Prozeß in positivem und negativem Sinne beeinflussen. Man erkennt dies, wenn man solche Lösungen nach verschieden langer Belichtung mittelst der Ammoniumsulfat- und Kochsalz-Essigsäureprobe zur Ausflockung bringt. Je länger die Proben belichtet werden, desto rascher tritt dabei die Zustandsänderung ein.

Auf Fig. 1 sind sieben Röhrchen abgebildet, die mit derselben Menge dialysiertem Eiweiß gefüllt und in Quarzröhrchen

Fig. 1. Dialysiertes Eiweiß, Ammoniumsulfat-Reaktion.

5) Wirkungen der kurzwelligen, nicht direkt sichtbaren Lichtstrahlen auf das Auge. Strahlentherapie Bd. VI, Wirkungen des Lichtes auf die lebende Zelle,

dem Lichte der Quarzlampe ausgesetzt waren. Die Zahlen an dem Röhrchen bezeichnen die Belichtungsstunden. Nach beendeter Belichtung wurden die Röhrchen in den Eisschrank dunkel gestellt. Am Ende des Versuches wurde den Röhrchen allmählich gleichmäßig ansteigend gesättigte Ammoniumsulfatlösung zugesetzt. Dabei zeigte sich, daß entsprechend der Dauer der Belichtung, die mit Ammoniumsulfat ausfällbare Substanz, die wir als Globuline bezeichnen, sich vermehrt hatte.

In Fig. 2 zeigt sich die entgegengesetzte Zustandsänderung. Es handelt sich um dasselbe Eiweiß, nur waren zu 15 ccm Eiweiß 5 ccm $^1/_4$ %ige Kalilauge zugesetzt. Hier hatte sich also die mit Ammoniumsulfat ausfällbare Substanz, entsprechend der Belichtungszeit, vermindert.

Fig. 2. Dialysiertes Eiweiß, 2 % Kochsalz, $^1/_4$ % Kalilauge, Ammoniumsulfat-Reaktion.

Mit der Kochsalz-Essigsäureprobe waren dieselben Veränderungen festzustellen.

In Fig. 3 waren zu 15 ccm von derselben Eiweißlösung 5 ccm $^1/_4$ %ige Milchsäure zugesetzt. Ohne Anwendung eines Reagenz konnte man mit bloßem Auge die Ausflockung mit zunehmender Belichtung beobachten.

Setzt man fluoreszierende Farbstoffe, wie sie v. Tappeiner bei seinen Versuchen verwandt hat, der Eiweißlösung zu, so vermag man die Zustandsänderung an den Eiweißlösungen zu steigern. Als solche Stoffe habe ich verwandt: Eosin, Fluorescin, Haemato-

---

Münch. medizin. Wochenschr. 1915, Nr. 19. Die Wirkungen des Lichtes auf die lebende Substanz. Pflüger's Arch. f. Physiologie, Bd. 161. Über die Beziehungen des Lebens zum Licht. Münch. medizin. Wochenschr. 1915, Nr. 39. Wirkungen des Lichtes auf die lebenden Organismen. Biochem. Zeitschr. Bd. 71. Die Lichtreaktion der Eiweißkörper. Pflüger's Arch. f. Physiologie, Bd. 164.

porphyrin und Chlorophyll. Aber auch farblose Stoffe vermögen diese Zustandsänderung in den Eiweißlösungen zu beeinflussen.

Woran mag dies liegen? Zuerst galt es festzustellen, welche Lichtstrahlen es sind, die an dem dialysierten Eiweiß die Veränderung bewirken. Diese Eiweißlösungen waren klar, sie zeigten einen leicht gelben Ton. Von sichtbaren Strahlen absorbierten sie also nur wenig in blau und violett. Die hierbei besonders wirksamen Strahlen müssen daher in den unsichtbaren Strahlungsgebieten gesucht werden. Deshalb habe ich die Eiweißlösungen auf ihr Lichtabsorptionsvermögen mittelst eines Quarzspektrographen geprüft.

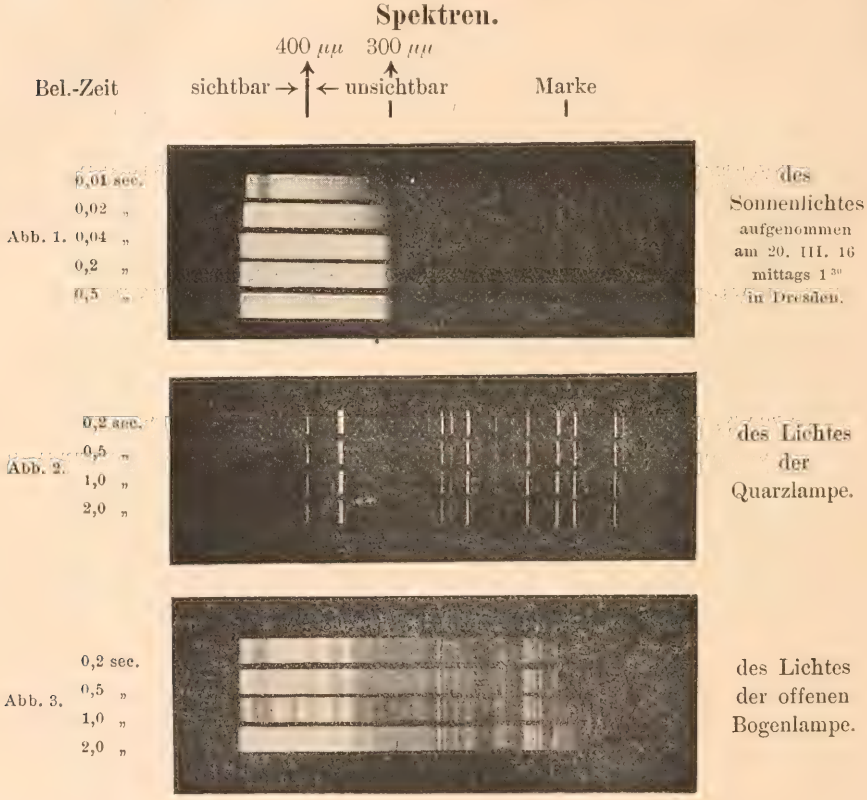
Fig. 4 zeigt solche Spektren. Die oberste Aufnahme ist das Spektrum der offenen Bogenlampe, mit der die Untersuchung ausgeführt wurde. Bei den vier folgenden Spektren war eine 10 mm dicke Eiweißlösung in einem Quarztrog in den Strahlengang eingeschaltet. Die Untersuchung lehrt, daß die Eiweißlösungen, die

Fig. 3. Dialysiertes Eiweiß, 2 % Kochsalz, $^1/_{16}$ % Milchsäure.

wie ihre gelbliche Farbe erkennen läßt, in blau und violett anfangen zu absorbieren, ganz besonders stark das ultraviolette Licht verschlucken. Daher müssen wir auf diese Strahlen die Zustandsänderungen beziehen, die wir an den Eiweißlösungen bei intensiver Belichtung beobachten. Setzen wir den Eiweißlösungen Farbstoffe zu, so erhalten wir Farbstoffeiweiße. Aus der Histologie wissen wir, wie innige Beziehungen zwischen den Farbstoffen und den Eiweißkörpern bestehen. Diese Farbstoffeiweiße müssen mehr Licht absorbieren als die gewöhnlichen Eiweiße. Zu dem Licht, das sie sonst absorbieren, kommen noch die Strahlen, die zu ihrer Farbe komplementär sind. Diese Farbstoffe machen also das Eiweiß empfindlich für Strahlen, die sonst nicht auf dasselbe einwirken. Man wird sie mit Recht als Sensibilisatoren bezeichnen.

Wie verhält es sich nun mit den farblosen Stoffen, die auch die Lichtreaktion der Eiweißkörper beeinflussen? Auch diese habe

ich mittelst des Quarzspektrographen auf ihr Lichtabsorptionsvermögen untersucht. Von diesen Stoffen beeinflussen diejenigen am stärksten die Lichtreaktion der Eiweißkörper, die im Ultraviolett am stärksten absorbieren. In meiner Arbeit: Biochemische Wirkungen des Lichtes, die in Pflüger's Archiv Bd. 170 erscheinen wird, habe ich eine Anzahl solcher Spektren zur Abbildung gebracht. Bei diesen Stoffen fällt also der Absorptionsbereich mit dem der Eiweißlösung zusammen. Man wird hier nicht von einer Sensibilisation sprechen können, am besten bezeichnet man diese Stoffe wohl als Photokatalysatoren.



Figur 4.

In jener Arbeit habe ich noch zu zeigen versucht, daß wahrscheinlich alle organischen Substanzen durch das Licht, das sie absorbieren, auch verändert werden. Ich konnte zeigen, daß man organische Substanzen mittelst Licht bis auf ihre Elemente und Radikale zerlegen kann. Bei farblosen Substanzen liegt der Wirkungsbereich des Lichtes im Ultraviolett und bei den Stoffen, die im Tageslicht beständig erscheinen, im äußeren Ultraviolett. Je kurzwelliger die Strahlen, um so mehr sind sie imstande, das Gefüge der Moleküle zu zersprengen.

Die hier geschilderten Untersuchungen über die Wirkungen des Lichtes auf die lebenden Organismen und auf die lebende Substanz sind ausgeführt worden, um die Wirkungen des Lichtes auf den Menschen zu studieren. Viel augenfälliger als beim Menschen und Tier sind die Wirkungen des Lichtes auf die Pflanze. Wenn die hier dargelegten Anschauungen richtige sind, so müssen wir bei der Pflanze analoge Wirkungen finden. Ich hielt es deshalb für geraten, einmal zu prüfen, ob wir bei der Pflanze nicht wesensgleiche Prozesse finden. Bei der Pflanze sehen wir die Wirkung des Lichtes am augenfälligsten beim Assimilationsprozeß. Das Chlorophyllkorn ist der Träger des Assimilationsvorganges. Dieses besteht aus dem Chlorophyll und dem farblosen Struma, dem Chromoplasten. Das erstere ist ein fluoreszierender Farbstoff, das letztere ist Eiweiß, von dem wir jetzt annehmen müssen, daß es wie andere Eiweiße für die kurzwelligen Lichtstrahlen empfindlich ist. Timiriazeff und Engelmann[6]) hatten angenommen, daß das Chlorophyll auf das farblose Struma des Chlorophyllkorns als Sensibilisator wirkt. Da es ihnen aber nicht möglich war, den Nachweis zu bringen, daß das Struma an sich lichtempfindlich ist, so wurde ihnen von Jost und Hausmann[7]) widersprochen. Diese waren der Ansicht, daß es sich um eine photodynamische Wirkung im Sinne v. Tappeiner's handelt, daß dabei das Chlorophyll allein als Energieüberträger wirkt. „Ein anderes lichtempfindliches Substrat ist nicht nötig und in der Tat auch nicht vorhanden", sagt Hausmann. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß ein zweites Substrat vorhanden ist, von dem wir annehmen müssen, daß es lichtempfindlich ist. Die Ansicht von Timiriazeff und Engelmann besteht daher zu Recht. Das Eiweiß des Chlorophyllkorns muß jetzt für lichtempfindlich gehalten werden, und durch das Chlorophyll wird es für die Strahlen sensibilisiert, für welche es an sich nicht empfindlich ist.

In der Pflanzenzelle ist aber das Chlorophyll nicht der einzige Stoff, der die Wirkung des Lichtes auf das Chlorophyllkorn beeinflußt. Der Zellsaft durchdringt das Chlorophyllkorn und führt ihm Stoffe zu, deren es beim Assimilationsprozeß bedarf. Unter diesen Stoffen befinden sich solche, die die Lichtreaktion nach der Art der Katalysatoren beeinflussen. So wirken die organischen Säuren, von denen ich eine größere Anzahl geprüft habe, als ausgesprochene positive Katalysatoren.

Solche Katalysatoren sind nicht nur Stoffe, die die Pflanze selbst bildet, auch Stoffe, die ihr von der Wurzel her zugeführt werden, wirken auf diesen Prozeß. Wir können daher endogene und exogene Photokatalysatoren unterscheiden. Je nach dem Zusammentreffen dieser Stoffe im Chlorophyllkorn werden wir bei den Veränderungen, die das Licht an demselben erzeugt, verschiedenartige Stoffe entstehen sehen. Diese Stoffe werden mehr oder

6) Farbe und Assimilation. Bot. Zeitung, 1883, 20.

7) Die photodynamische Wirkung des Chlorophylls und ihre Beziehung zur photosynthetischen Assimilation der Pflanze. Biochem. Zeitschr. Bd. XII, S. 330.

weniger für den Organismus eigentümlich sein. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß auch dem Licht verschiedener Wellenlänge verschiedene Wirkung zukommen kann. In den bunten Blütenblättern werden andere Strahlen wirksam als in den Laubblättern. Das kann in den Blüten zur Bildung besonderer Stoffe führen, die in der Fruchtanlage aufgespeichert und mit dem Samen in den neuen Organismus übertragen werden.

Bis jetzt war man der Ansicht, daß die bunten Farben der Blüten den Zweck hätten, den Insekten ihre Nahrung zu zeigen. „Bienen und Blumen! Für den Wissenden liegt ein eigener Reiz in dieser kurzen Zusammenstellung, in der Zusammengehörigkeit der beiden Begriffe. Das weite, schimmernde, farbenprächtige Blütenmeer und die auf seinen Besuch angewiesene Insektenwelt, beides in gegenseitiger Anpassung im Laufe großer Zeiträume entwickelt und zu immer größerer Vollkommenheit herangereift!“ schreibt noch 1915 v. Buttel-Reepen in Nr. 7 der Naturwissenschaften. Diese Anschauung, soweit sie sich auf die Färbung der Blüten bezieht, ist irrig. Man sieht, wissenschaftlicher Fortschritt vermag recht grausam zu sein. v. Heß hat bewiesen, daß die Insekten, auch die Bienen, farbenblind sind. v. Frisch hat zwar v. Heß gegenüber zu beweisen versucht, daß die Bienen doch einen gewissen Grad von Farbenunterscheidungsvermögen besitzen, es ähnle dem eines rotgrün-blinden Menschen. Auch diese Feststellung genügt, um zu beweisen, daß das weite, schimmernde, farbenprächtige Blütenmeer und die auf seinen Besuch angewiesene Insektenwelt sich nicht in gegenseitiger Anpassung entwickelt haben. Die Buntheit der Blumen kann durch die Insekten nicht erzeugt sein, ganz gleich, ob dieselben total farbenblind oder rotgrün-blind sind. Die Zoologen und Botaniker können sich schwer von so liebgewonnenen, tief eingeprägten Anschauungen trennen. Das zeigen die vielen Publikationen, die jetzt erscheinen und in denen die Verfasser glauben, mit dem Nachweis, daß die Bienen doch ein gewisses Farbenunterscheidungsvermögen besitzen, ihre lieb gewordene Anschauung gerettet zu haben. Wie ein rotgrün-blinder Maler aus sich heraus nicht imstande ist, die Farbenpracht der Blüten zu malen, wie ein rotgrün-blinder Gärtner nicht imstande ist, die Farbenpracht der Blüten zu züchten, ebenso sind die rotgrün-blinden Bienen und Insekten nicht imstande, auch nicht im Laufe großer Zeiträume, die Farbenpracht der Blumen zu erzeugen.

Wir müssen uns, auch wenn die Feststellungen von v. Frisch zutreffend sein sollten, nach einer anderen Erklärung für die Bedeutung der Blütenfarben umsehen. Meiner Ansicht nach sind die Blütenfarben Sensibilisatoren, wie das Chlorophyll in den Laubblättern. Sie treffen eine andere Auswahl unter den Lichtstrahlen. Es werden entsprechend den verschiedenen Lichtstrahlen besondere Stoffe gebildet, diese werden in der Fruchtanlage aufgespeichert und mit dem Samen in das neue Individuum übertragen. Bei dieser Auffassung der Blütenfarben als Sensibilisatoren erhalten dieselbe für die Pflanze hohe Bedeutung.

Durch zahlreiche Untersuchungen ist bekannt, daß die Assimilation, vor allem von den langwelligen Strahlen des sichtbaren Spektrums bewirkt wird. Es sind also die Strahlen, für die das Eiweiß an sich nicht empfindlich ist, für die es erst durch das Chlorophyll sensibilisiert wird. Die kurzwelligen Strahlen, obgleich sie sonst chemisch von hoher Wirkung sind, scheinen an diesem Prozeß wenig beteiligt zu sein. Ich legte mir daher die Frage vor, wie kommt es, daß die kurzwelligen, vor allem die ultravioletten Strahlen beim Assimilationsvorgang so wenig wirksam sind. Um mir hierüber ein Urteil zu bilden, habe ich Pflanzen das kurzwellige Licht entzogen und diese mit gleichen Pflanzen verglichen, auf die das volle Tageslicht einzuwirken vermochte. Möglichst gleich große Stecklinge derselben Pflanze wurden in Blumentöpfen in die gleiche Gartenerde gepflanzt. Die erste Pflanze wuchs frei, um die zweite wurde eine größere Glasglocke aus Euphosglas gestellt. Dieses Glas ist gelbgrün, es fängt in blau und violett an zu absorbieren und absorbiert das Ultraviolett vollständig. Um die dritte Pflanze wurde eine Glasglocke aus farblosem, gewöhnlichem Glas gestellt. Auch dieses Glas absorbiert vom Tageslicht einen Teil Ultraviolett. Die Glasglocken hatten oben eine Öffnung, über die wieder ein Stück von demselben Glas so gelegt war, daß wohl Luft, aber kein Himmelslicht direkt zu den Pflanzen gelangen konnte. Die Pflanzen wurden nebeneinander aufgestellt und mit abgemessenen Wassermengen begossen. Fig. 5 zeigt einen solchen Versuch.

Die erste dieser Pflanzen ist frei gewachsen, der zweiten waren durch ein Euphosglas alle ultravioletten, der dritten durch gewöhnliches Glas ein Teil der ultravioletten Strahlen entzogen. Die Versuche sind mit verschiedenen Pflanzen mehrere Jahre hintereinander mit demselben Ergebnis wiederholt worden. Die frei wachsenden Pflanzen zeigten nichts Auffälliges, die unter dem Euphosglas gewachsenen waren viel größer, sie erinnerten in ihrer Gestalt etwas an etiolierte, nur waren sie ergrünt. Auch die unter gewöhnlichem Glas gezüchteten waren größer als die frei gewachsenen. Die äußeren Bedingungen, unter denen die Pflanzen aufgewachsen waren, waren gleiche bis auf die Zirkulation der Luft, die natürlich bei den in den Glasglocken gezogenen Pflanzen eine geringere und mit der auch eine gewisse Temperatursteigerung verbunden war. Dieser Unterschied bestand aber nicht zwischen den unter Euphosglas und gewöhnlichem Glas gezüchteten Pflanzen, die auch deutliche Unterschiede im Längenwachstum zeigten. Der Unterschied in der Gestaltung der Pflanzen muß daher in der Verminderung der Lichtzufuhr gesucht werden. Durch die Euphosglasglocke und die Glocke aus gewöhnlichem Glas war das Ultraviolett den Pflanzen vorenthalten worden. Das ergab sich auch daraus, daß der Aschenrückstand bei den unter dem Euphosglas gezüchteten Pflanzen am geringsten war. Die kurzwelligen, vor allem die ultravioletten Strahlen, beeinflussen die Gestaltung der Pflanze.

Daß die Bewegungsvorgänge bei den Pflanzen vor allem auf die kurzwelligen Strahlen zu beziehen sind, ist bekannt, ebenso

daß die Assimilation vor allem von den langwelligeren Lichtstrahlen besorgt wird. Eine Erklärung, warum der einen Strahlenart diese, den anderen jene Wirkung zukommt, konnte ich in der mir zugängigen Literatur nicht finden. Ich meine aber, sie aus den physiologischen Untersuchungen am Tier und Menschen geben zu können.

Den Strahlen verschiedener Wellenlänge kommt eine ganz verschiedene Tiefenwirkung zu. Je kurzwelliger die Strahlen, desto weniger tief vermögen sie in die Gewebe einzudringen. Lassen wir z. B. auf die Hornhaut des Auges das Licht einer Quarzlampe einwirken, so sehen wir während der Belichtung keine Veränderung, erst nach einer mehrstündigen Latenzzeit beginnt die Reaktion. Es kommt zur Zerstörung nur der allerobersten Schicht, ganz gleich ob wir fünf Minuten oder eine Stunde belichtet haben. In den allerobersten Schichten bleiben die Strahlen, die diese Wirkung

Figur 5.

erzeugen, stecken. Die Epidermis der Blätter ist derber als das Epithel unserer Hornhaut, sie wird bis zu viel größeren Wellenlängen das kurzwellige Licht verschlucken. Diese Strahlen gelangen auch bei langanhaltender Belichtung nicht oder nur in geringem Maße zu den Chlorophyllkörnern der Pflanzen, sie können daher auf die Assimilation nur geringen Einfluß haben; ihre Wirkungen müssen sich aber in der Epidermis bemerkbar machen. Die Unterschiede in den Licht- und Schattenblättern, die Sonnenstellung der Blätter, wie die übrigen Erscheinungen des Heliotropismus dürften als Wirkungen dieser Strahlen anzusehen sein. Zur Deutung meines oben geschilderten Versuches reichten mir aber diese Erscheinungen nicht aus. Lange habe ich weiter in der Natur gesucht, um Erscheinungen zu finden, die sich aus obigen Versuchen erklären. Botanikern, Förstern, Landwirten habe ich dieselben gezeigt. Von keiner Seite erhielt ich eine befriedigende Erklärung, und so blieben

sie lange unveröffentlicht liegen, bis mir voriges Jahr ein einziger Blick meiner Überzeugung nach die richtige Deutung gab.

Am Fuße eines Denkmals im Isergebirge hatte ein Naturfreund Edelweiße angepflanzt. Durch die Verpflanzung aus dem Hochgebirge in das Mittelgebirge hatten diese Pflanzen eine Gestalt angenommen, die in allem der Gestaltung der Pflanzen glich, denen ich durch Euphosglas das ultraviolette Licht entzogen hatte. Das Sonnenlicht, das vom Hochgebirge zum Mittelgebirge vordringt, verliert auf diesem Wege viel an ultravioletten Strahlen. Bei der Verpflanzug aus dem Hochgebirge in das Mittelgebirge wird der Lichtgenuß der Pflanzen in derselben Weise beeinflußt wie bei meinem Versuch. In der Natur waren es Edelweiße, die bei dem Entzug von ultravioletten Licht die Gestaltsveränderung zeigten, ich hatte bei gleichartigen Veränderungen des Lichtes dieselben Gestaltsveränderungen bei Begonien, Reseda, Erbsen und Bohnen beobachtet.

Um diese Verhältnisse richtig beurteilen zu können, müssen wir uns klar werden, wie das Licht, vor allem die unsichtbaren ultravioletten Strahlen in der Atmosphäre verteilt sind. Über den Gehalt des Tageslichtes an ultravioletten Strahlen haben wir keine rechte Vorstellung. Zerlegen wir das Tageslicht mit einem Prisma, so sehen wir, daß bei λ 400 $\mu\mu$ die Sichtbarkeit des Lichtes aufhört. Jenseits dieser Grenze gibt es noch Strahlen, die sich durch ihre chemische Wirkung auszeichnen. Photographieren wir das Spektrum, so sehen wir, daß es noch erheblich weiter reicht als wir es sehen, aber ein richtiges Bild erhalten wir nicht, da Glas je nach Zusammensetzung und Dicke erheblich im Ultraviolett absorbiert. Verwenden wir einen Spektrographen mit Quarzoptik, so erscheinen die Spektren wesentlich länger. Das Sonnenlichtspektrum reicht günstigstenfalls bis λ 291 $\mu\mu$. Bei Ballonhochfahrten hat man diese Ausdehnung des Spektrums festgestellt. Aber auch bei uns konnte man bei besonders günstigen Luftverhältnissen Strahlen von dieser Wellenlänge noch ermitteln. Die Intensität dieser Strahlen ist aber in den verschiedenen Höhen und zu den verschiedenen Jahreszeiten sehr verschieden. Wenn das direkte Licht der Sonne durch die Atmosphäre dringt, erleidet es durch Beugung, Reflektion und Brechung erhebliche Verluste, und diese Verluste sind um so größer, je kürzer die Wellenlänge. So wächst die Diffusion an den kleinsten Teilchen umgekehrt proportional zur vierten Potenz der Wellenlänge. Setzt man das Licht von λ 800 $\mu\mu$ = 1, so wird das violette Licht λ 400 $\mu\mu$ 16mal stärker, das ultraviolette von λ 320 $\mu\mu$, das in der Tiefebene im Tageslicht noch in erheblicher Menge enthalten ist, etwa 40mal stärker diffundiert. Auf der erhöhten Diffusion des kurzwelligen Lichtes beruht die blaue Farbe des Himmels, die Strahlen, die auf dem Weg durch die Atmosphäre vom direkten Sonnenlicht abgesplittert werden, kommen dem diffusen Himmelslicht zugute. Wir erkennen dies auch schon daran, daß die Schatten im Hochgebirge schwärzer erscheinen als in der Tiefebene. Bei dieser eigentüm-

lichen Verteilung des Lichtes in der Atmosphäre geht aber auch ein großer Teil vor allem an kurzwelligen Strahlen verloren, bevor das Licht in die Tiefebene gelangt. Daß wir aber auch hier noch viel ultraviolette Strahlen im Tageslicht haben, lehren die Spektren, die ich zu Frühjahrsbeginn in Dresden mit einem Quarzspektrographen aufgenommen habe. Die Hälfte der in Fig. 4 abgebildeten, auf einer orthochromatischen Platte aufgenommenen Spektren wird von Strahlen erzeugt, die unser Auge nicht wahrzunehmen vermag. Im Sommer wächst die Intensität der ultravioletten Strahlen in viel stärkerem Maße als die der sichtbaren, das Spektrum erscheint dann auch länger. Bei meinen Aufnahmen war das Ende des Spektrums von so geringer Intensität, daß es bei der gewählten Expositionszeit noch nicht zur Geltung kam.

Den Verlust, den das Tageslicht bei seinem Durchgang durch die Atmosphäre erleidet, können wir leider noch nicht messen. Unsere Apparate sind dazu noch zu unvollkommen. Den besten Apparat tragen wir bei uns. Es ist dies unsere Haut. Wenn wir aus der Tiefebene in das Hochgebirge kommen, so sehen wir, wie dieser Apparat in kurzer Zeit auf diesen Zuwachs von unsichtbaren Strahlen lebhaft reagiert. Wenige Stunden genügen, um an ihm die lebhaftesten Reaktionen auszulösen. Wir sehen sie an den Erscheinungen des Gletscherbrandes und an der Schneeblindheit. Wenn wir jetzt unsere Kranken in Höhen von über 1000 m dem Sonnenlicht aussetzen, so wissen wir, daß auch dann, wenn keine so heftigen Entzündungen mehr auftreten, im Licht noch reichlich Strahlen vorhanden sind, die heilend wirken. Und wenn wir zur Erholung auch nur in unsere Mittelgebirge gehen, so fühlen wir, daß uns im Licht auch dort noch ein mächtiger Energiefaktor zugeführt wird, der uns in der Ebene fehlt. Schreiten wir von der Vegetationsgrenze zur Tiefebene, so vermindert sich die Intensität des sichtbaren, aber noch in viel höherem Grade diejenige des ultravioletten Lichtes. Wir haben im ultravioletten Licht in der Natur einen mächtigen Energiefaktor, der zweifellos auch auf die Pflanzen einwirkt und der von der Höhe nach der Tiefebene hin sehr viel an Intensität einbüßt. Wie tritt dies bei der Vegetation in Erscheinung? Mein Versuch hat gezeigt, daß sich die Gestaltung der Pflanzen verändert, wenn wir denselben das kurzwellige Licht entziehen. Das Edelweiß, das ein Naturfreund vom Hochgebirge in das Isergebirge versetzt hatte, zeigte dieselbe Veränderung. Von Sträuchern, die in Pflanzengärten im Erzgebirge gezogen und mit gleichem Boden in das Tal versetzt wurden, weiß ich, aus einer Mitteilung von Prof. Neger in Tharandt, daß sie längere Triebe zeigten. Ich stehe nicht an, diese Erscheinungen zu verallgemeinern. Im Hochgebirge haben wir eine niedrige Vegetation von besonders kräftigem Wuchs. Diese Wuchsform ist bedingt durch die großen Mengen des kurzwelligen Lichtes, das dort auf die Pflanzen einwirkt. Je mehr sich dieser Reiz nach der Tiefebene zu vermindert, desto mehr steigert sich das Längenwachstum der Pflanzen. Daß andere

Einflüsse, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Luftbewegung mitwirken, soll nicht bestritten werden, doch ist meiner Ansicht nach das Licht dabei ein so mächtiger Faktor, daß er die anderen an Bedeutung weit übertrifft.

In der botanischen Literatur sind eine ganze Anzahl Arbeiten mitgeteilt, in denen man die Wirkungen der ultravioletten Strahlen auf die Pflanzen untersucht hat. Viele Arbeiten lassen erkennen, daß man den Gehalt des Tageslichts an ultravioletten Strahlen nicht kennt. Das Spektrum des Sonnenlichtes (Fig. 4) reicht günstigstenfalls bis λ 291 $\mu\mu$. Auf dem Monte Rosa, bei Ballonhochfahrten bis 8000 m hat man fast die gleiche Ausdehnung des Sonnenlichtspektrums gefunden. Auch in der Tiefebene, so in Potsdam, Kairo, Assuan, Südafrika, hat man bei günstigsten Luftverhältnissen noch Strahlen bis λ 291 $\mu\mu$ feststellen können. Das Spektrum des Lichtes der Quarzlampe und der offenen Bogenlampe reicht viel weiter, man kann in diesen noch Strahlen bis λ 200 $\mu\mu$ leicht feststellen. Daß das Sonnenlichtspektrum gegenüber den Spektren irdischer Lichtquellen verkürzt erscheint, dürfte daran liegen, daß der glühende Sonnenball mit einem Dunstkreis umgeben ist, der Licht von weniger als λ 291 $\mu\mu$ nicht hindurchläßt. Wenn auch die Ausdehnung des Sonnenlichtspektrums in den verschiedenen Höhen nicht wesentlich verschieden ist, so nimmt doch die Intensität des Lichtes gegen das kurzwellige Ende nach der Tiefebene zu sehr erheblich ab. Fig. 4 Abb. 1 zeigt Sonnenlichtspektren, die auf orthochromatischen Platten mittelst eines Quarzspektrographen in Dresden am 20. März 1916 nachmittags 1 Uhr 30 Min. aufgenommen worden sind. Die Abb. 2 und 3 sind mit demselben Apparat bei gleicher Einstellung angefertigt worden. Die Sonnenlichtspektren reichen bis etwa λ 320 $\mu\mu$. Kürzere Strahlen haben bei den angegebenen Expositionszeiten keinen Eindruck erzeugt. Im Sommer würden diese Spektren bei gleichen Aufnahmebedingungen bis etwa λ 300 $\mu\mu$ reichen. Wenn auch unter besonders günstigen Umständen und langer Exposition noch Strahlen bis λ 291 $\mu\mu$ im Tageslicht zu ermitteln sind, so dürften diesen Strahlen wohl keine biologischen Wirkungen zukommen.

Bei den botanischen Versuchen über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Pflanze hat man meist das Licht der Quarzlampe und der offenen Bogenlampe verwandt und dabei nicht beachtet, daß man damit ein Licht verwendet, von dem ein großer Teil der Strahlen gar nicht im Tageslicht enthalten ist. So berichtet J. Schulze über die Einwirkung der Lichtstrahlen von λ 280 $\mu\mu$ auf die Pflanzenzelle ohne zu wissen, daß solche Strahlen im Tageslicht nicht vorkommen. Ursprung und Blum veröffentlichen in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1917 Untersuchungen über die Schädlichkeit der ultravioletten Strahlen. Nur bei dem ersten Teil ihrer Versuche hatten sie zwischen Quarzlampe und Pflanze ein dünnes Glas eingeschaltet. Nur in diesem Fall hatten sie Licht, das in der Ausdehnung des Spektrums dem des Tageslichtes etwa gleicht. In den folgenden Versuchen haben

sie das Glas weggelassen. Damit sind in diesen Versuchen Strahlen zur Wirkung gelangt, die für biologische Vorgänge bei der Pflanze in der Natur nicht in Frage kommen. Das Ultraviolett im Tageslicht reicht in Intensitäten die für biologische Wirkungen in Frage kommen, von λ 400 $\mu\mu$ bis etwa λ 295 $\mu\mu$. Innerhalb dieser Grenzen nimmt seine Intensität beim Durchgang durch die Atmosphäre beständig, aber ungleich ab und zwar das äußere Ende mehr als das innere. Diese Intensitätsabnahme muß in der Vegetation ihren Ausdruck finden. Ich glaube, daß mein Versuch dafür die Deutung gibt. Die ultraviolette Strahlung schwankt auch im Laufe des Jahres in viel höherem Maße als die sichtbare Strahlung. Auch diese Schwankung muß in der Vegetation Ausdruck finden, und ich möchte nicht unterlassen, auch hierauf die Aufmerksamkeit zu lenken. Mit Arbeiten, bei denen man Licht von weniger als λ 300 $\mu\mu$ zu den Versuchen verwandt, können wir derartige biologische Vorgänge in der Natur nicht erklären.

Die Abhängigkeit des Vogelzugs von der Witterung.

Von K. Bretscher, Zürich.

Der Zusammenhang des Vogelzuges mit den äußeren Verhältnissen, also mit Wind und Wetter ist schon vielfach erörtert worden, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, die Frage endgültig zu lösen. Im Gegenteil: bald wird der Temperatur, bald dem Wind, bald der Lage der Depressionen eine größere Bedeutung zugeschrieben je nach der Untersuchungsmethode, nach dem vorliegenden Material und wohl auch je nach dem Standpunkt des Verfassers. Die Rücksicht auf die Knappheit des Papiermarktes möge als Entschuldigung dafür gelten, daß diese Behauptungen nicht weiter belegt werden.

In zwei früheren Arbeiten: „Der Vogelzug im Schweizerischen Mittelland in seinem Zusammenhang mit den Witterungsverhältnissen“ (Neue Denkschr. Schweiz. Naturf.-Ges. Bd. 51, 1915) und „Vergleichende Untersuchungen über den Frühjahrszug der Vögel“ (Biolog. Zentralbl. Bd. 36, 1916) bin ich dazu geführt worden, den Witterungseinflüssen einen großen Einfluß auf die Zugserscheinung abzusprechen, ein Standpunkt, früher auch schon vertreten, wenn sie als Betätigung des Instinktlebens aufgefaßt wurde, der aber nicht recht in die heute gewöhnliche Auffassung der Naturgeschehnisse hineinpassen will.

Dazu kam ich durch die Prüfung der Wind- und Niederschlagsverhältnisse an den Zugstagen, ferner durch das Studium der Lage der Depressionen und namentlich der jeweiligen Temperaturbedingungen in der Schweiz und in Elsaß-Lothringen. Für beide

Gebiete ließ sich feststellen, daß der Zug unabhängig von der jeweiligen Temperaturlage und von den mittleren Frühlingstemperaturen erfolgt, wie daß er innerhalb großer Schwankungen der Wärmelagen sich vollzieht, die z. B. beim Hausrötel von —11 bis 19° C reichen. Die Zusammenstellung der mittleren Temperaturen der einzelnen Zugstage ergab überall typische Variationskurven mit einem Maximum, von dem aus die Zahlen nach oben und unten abnehmen. Die weiße Bachstelze war z. B. mit folgender, bei —8° beginnender, je um 1° fortschreitender und bei 14° aufhörender Reihe vertreten: 1, 2, 5, 6, 10, 9, 20, 22, 28, 39, 61, 64, 80, 76, 67, 58, 35, 32, 12, 9, 6, 3, 3. Die Höchstzahl 80 liegt bei 4°, welche ich als Zugsoptimum ansprach. Je größer im allgemeinen die Zahl der Beobachtungen, um so regelmäßiger an- und absteigend war die Reihe.

Diese Kurven bildeten nun für die folgenden Feststellungen den Ausgangspunkt. Sie wurden allerdings neu gebildet, indem nicht wie dort das ganze Schweizerische Mittelland vom Genfer- bis zum Bodensee mit Einschluß des nördlichen Jura, sondern nur das etwa von Bern aus bis zum Bodensee und Rhein und nur die Erstbeobachtungen, nicht der ganze Zug, zugrunde gelegt wurden. Gingen dort die Angaben bloß bis 1912 oder 1913, so konnten sie jetzt bis 1917 berücksichtigt werden: sie erstrecken sich in vielen Fällen bis in die Sechziger Jahre zurück. Selbstverständlich machte sich auch der „Reihencharakter" geltend, der allerdings, um so recht zum Ausdruck zu kommen, eine größere Zahl von Angaben verlangt. Es können ihrer nicht zu viele sein; je mehr, desto besser. Sodann bestimmte ich für jede Art ihre Zugszeit und fand im weitern, daß die mittleren Tagestemperaturen dieser Zeiten nach Graden zusammengestellt schon für 10, noch besser aber für 20 und 30 Jahre typische Variationskurven ergaben, deren Höchstzahlen auffallend nahe bei der oben erwähnten Optimaltemperatur lagen oder sogar ganz mit dieser zusammenfielen.

Um diese Tatsache recht zu erhärten, lasse ich die beiden Kurven nebeneinandergestellt folgen; sie betreffen die Arten, die für die Untersuchung mit einer genügenden Zahl von Beobachtungen vertreten waren. Zu erwähnen ist noch, daß die Mitteltemperaturen der 30jährigen Zugszeiten sich auf Zürich beziehen, da es in seinen Wärmeverhältnissen unbedenklich als Vertreter des Gebietes zwischen Bern und dem Bodensee angenommen werden kann. Die Temperaturreihe der Zugstage dagegen ist so gebildet, daß jeder Beobachtungsort seiner nächsten meteorologischen Station zugewiesen wurde und also die wirkliche Zugstemperatur möglichst genau eingesetzt ist. Die Arten sind nach den „Optimaltemperaturen" ansteigend geordnet, die von 2° bei der Feldlerche bis 9 und 10° beim Wiesenschmätzer und Kuckuck gehen.

Schon ein flüchtiger Blick über die Doppelreihen zeigt, wie nahe jeweilen ihre Höchstwerte liegen. Sie stimmen völlig überein bei der Feldlerche, der Rauchschwalbe, dem Schwarzkopf und dem Wiesenschmätzer. 1° beträgt der Unterschied bei der Singdrossel, beim Hausrötel, Mauersegler und Rotkehlchen; 1—2° bei der weißen Bachstelze, dem Weidenlaubsänger und der Mehlschwalbe; 2° bei dem Blaukehlchen, 3° beim Kuckuck und Gartenrötel und mehr als so viel beim Fitis und Wendehals, aber hier ist offenbar die Zahl der Angaben zu gering, um ein ausgesprochenes

Tabelle 1a.

Zugstemperaturen im schweizerischen Mittelland.

Wärmegrade	Feldlerche		Weiße Bachstelze		Singdrossel		Hausrötel		Weidenlaubsänger	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
				1						
—12		2		—		2				
—11		6		1		1				
—10		8	1	6		3				1
—9		13	—	5		1				2
—8	2	19	—	8		4		1		2
—7	1	16	—	8		2	1	3		5
—6	1	28	4	13	4	2	—	1		3
—5	1	34	3	25	—	10	3	7		9
—4	1	51	6	30	1	15	—	7		12
—3	9	58	6	53	2	44	—	11		18
—2	11	108	14	95	11	78	19	29	3	44
—1	13	93	9	80	6	56	18	24	7	32
0	17	127	16	112	10	84	21	48	5	59
1	17	168	31	149	20	117	20	74	6	93
2	**26**	**193***	34	**170**	20	**131**	37	95	15	110
3	17*	170	**42**	149*	**27**	124*	39	99	12	113
4	20	148	**42***	135	23*	117	35	102	**27**	120
5	18	156	39	126	25	115	**50***	118*	21	**131**
6	15	144	40	126	22	114	46	**122**	18	129*
7	17	115	33	99	19	95	35	109	**27***	117
8	11	98	32	83	7	78	40	97	17	101
9	11	71	21	61	8	59	41	86	14	90
10	6	25	8	26	4	18	15	51	11	54
11	5	27	4	18	1	16	7	44	13	44
12	2	24	1	18	—	8	4	28	8	28
13	1	15	1	8	—	3	8	43	7	43
14	222	5	1	3	1	1	2	14	7	14
15		5	—	1	2	1	6	6	2	9
16		3	—	1	213	1	2	1	3	4
17			1				449	1	223	1
18			389					1		1
	Zugszeit 1. 2.—5. 4		Zugszeit 5. 2.—31. 3		Zugszeit 16. 2.—31. 3		Zugszeit 6. 3.—15. 4		Zugszeit 1. 3.—15. 4	

Maximum zu liefern. Bei 12 von den 16 Arten können wir von einer guten bis sehr guten Übereinstimmung in der Lage der Höchstzahlen beider Kurven sprechen, was kaum dem Spiel des Zufalls zuzuschreiben ist, sondern als der Ausdruck einer bestimmten Beziehung zwischen beiden Reihen zu gelten hat.

Tabelle 1b.

Wärmegrade	Rotkehlchen		Blaukehlchen		Rauchschwalbe		Wendehals		Schwarzkopfgrasmücke		Mauersegler	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—10		2										
—9		2										
—8	1	2				1		1		1		
—7	1	4		1		—		1		1	1	
—6	2	3		1		1		1		1	—	1
—5	—	7		3	1	1		3		3	—	2
—4	1	10		2	—	5	1	2		2	2	1
—3	5	15		6	1	8	—	8	2	8	—	7
—2	4	11	2	15	4	29	2	28		28	2	6
—1	3	23	1	12	4	21	—	17	1	17	—	3
0	11	55	2	21	7	37	2	29	3	29	—	9
1	12	86	5	30	8	59	3	44	5	44	2	13
2	15	97	7	48	10	73	8	61	1	61	1	13
3	21	98	5	45	14	78	3	70	8	70	5	25
4	22	96*	11	52	17	90	7	71	15	71	4	32
5	33*	**107**	**16**	64	5	108	3	91	19	91	3	35
6	**36**	104	6	61	**26**	**124**	7	**109**	**24**	**109**	11	41
7	29	90	13	**74***	19*	122*	6	105*	17	105*	6	40
8	9	82	9*	60	22	105	6*	98	20*	98	13	58
9	12	60	3	75	21	95	7	94	22	94	15*	59
10	11	31	14	53	19	83	8	90	23	91	13	**80***
11	8	24	10	50	14	65	8	81	16	81	**20**	71
12	7	22	6	28	12	76	**9**	62	16	62	18	65
13	5	15	12	50	11	45	7	71	17	71	19	60
14	3	5	4	20	2	23	6	44	8	44	17	48
15	1	4	4	12	2	18	3	23	7	23	9	31
16	252	3	1	4	—	6	2	14	3	14	10	25
17			131	1	—	3	—	7	—	7	4	15
18				1	1	1	2	3	2	3	6	8
19				—	219	—	100	1	229	1	3	1
20				—		1		1		1	175	
21				1				1		1		
	Zugszeit 1. 3—5. 4		Zugszeit 26. 3—20. 4		Zugszeit 16. 3—30. 4		Zugszeit 21. 3—30. 4		Zugszeit 21. 3—30. 4		Zugszeit 16. 4—10. 5	

Noch auffälliger zeigt sich die Übereinstimmung der beiden zusammengehörigen Reihen an den arithmetischen Mitteln, die hier mit * angegeben sind. Das sind die Stellen der Kurven, von denen aus die Summe der negativen und positiven Werte, also hier der

obern und untern gleich sind, oder m. a. W. die Summe der ganzen Reihe = 0 ist. Eben deswegen sind es viel charakteristischere Zahlen als die Höchstwerte, deren Lage zufällig ist, während die

Tabelle 1c.

Wärmegrade	Fitislaubsänger		Gartenrötel		Mehlschwalbe		Braunkehliger Wiesenschmätzer		Kuckuck	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—9										
—8		1		1		1				
—7		1		1		1				1
—6		1		1	1	2		1	1	1
—5		4	3	4	1	2		1	2	4
—4		3	1	3	1	7		4	—	2
—3	1	8	1	8	3	10	1	2	1	7
—2	1	30	4	30	—	10	1	5	2	12
—1	4	21	8	21	3	10	—	10	2	12
0	4	37	6	37	3	17	1	10	2	20
1	—	59	7	59	3	36	1	15	8	30
2	7	73	14	73	5	27	6	25	8	35
3	6	72	15	72	4	44	4	26	7	51
4	5	90	19	90	10	47	12	41	16	70
5	14	108	20	108	6	69	10	61	20	88
6	14	**124**	28	**124**	7	64	12	68	17	84
7	10	122*	33	122*	7	74	8	74	23	103
8	11*	107	31*	107	**12**	70	8	88	24	102
9	12	105	**41**	105	10*	75*	14	87	32*	110*
10	**17**	95	28	95	**12**	**76**	8*	101*	34	**127**
11	6	82	23	82	11	66	**24**	**118**	23	125
12	11	55	19	55	4	61	23	116	28	99
13	9	76	21	76	5	57	10	92	**35**	115
14	3	44	11	44	6	37	10	113	15	77
15	5	25	5	25	—	20	7	75	10	66
16	140	16	3	16	1	9	10	65	7	51
17		8	4	8	115	4	—	51	3	35
18		10	—	10		2	4	35	3	27
19		4	1	4		1	174	27	1	19
20		1	346	1		—		19	—	10
21						1		10	3	7
22								7	327	1
23								1		1
24								1		1
25								1		
	Zugszeit 16. 3—30. 4		Zugszeit 16. 3—30. 4		Zugszeit 1. 4—1. 5		Zugszeit 6. 4—20. 5		Zugszeit 1. 4—20. 5	

der Mittel aus den Bestandteilen der ganzen Reihe hervorgeht. Hier beträgt der Unterschied 0° beim Hausrötel, der Rauchschwalbe, dem Wiesenschmätzer und Kuckuck; $^1/_2$° bei der Bachstelze, dem

Weidenlaubsänger, Blaukehlchen, Mauersegler, Fitis, Gartenrötel und der Mehlschwalbe; 1° bei der Lerche, Singdrossel, dem Rotkehlchen, Schwarzkopf und Wendehals. Größer ist der Abstand zwischen beiden Werten nirgends.

Die Erklärung für dieses gegenseitige Verhältnis beider Reihen liegt in der Antwort auf die Frage: Warum stimmen die beiden Häufigkeitswerte so gut überein? Offenbar treffen die Zugvögel bei dem Wärmegrad am häufigsten ein, der ihnen am häufigsten geboten ist; bei allen andern weniger, weil sie weniger vertreten sind, und ungefähr im gleichen Verhältnis wie die Tage mit tieferen und höheren Mitteltemperaturen nehmen auch die zugehörigen Zugstage ab. Die zweite Reihe ist das primär Gegebene, die erste paßt sich ihr an.

Für das Weitere ist es nun nötig, sich klar zu machen, wie die Tage mit den häufigsten Wärmegraden sich auf die ganze Zugszeit verteilen. Hiefür habe ich 5°, den Hauptwert beim Hausrötel, gewählt und um die Darstellung einfach zu gestalten von 1888 bis 1917 je 3 Jahre, vom 1. Februar bis 20. Mai je 5 Tage zusammengenommen. So ergab sich folgende Tabelle 2:

Tabelle 2.

Verteilung der mittleren Tagestemperatur von 5° auf die Zugszeit.

	88—90	91—93	94—96	97—99	00—02	03—05	06—08	09—11	12—14	15—17
Februar 1— 5	—	—	1	1	—	—	—	—	3	1
6—10	—	2	—	1	—	—	—	2	—	—
11—15	—	1	—	1	—	1	—	1	1	2
16—20	—	1	—	3	3	1	3	2	1	—
21—25	—	2	—	1	1	—	1	1	1	—
26—28	—	2	—	—	—	—	1	—	—	1
März 1— 5	—	2	3	1	3	2	—	—	—	—
6—10	1	1	3	3	—	1	—	2	2	1
11—15	3	1	1	—	2	3	—	2	—	2
16—20	1	2	1	1	1	6	1	2	1	—
21—25	1	1	1	1	1	1	3	1	2	—
26—31	1	—	1	1	—	1	2	1	1	—
April 1— 5	1	1	1	1	—	3	4	2	2	1
6—10	—	1	2	2	1	1	—	1	2	1
11—15	2	3	—	1	—	1	1	3	1	3
16—20	2	3	1	1	—	—	2	1	1	1
21—25	2	2	—	2	—	1	2	—	—	—
26—30	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—
Mai 1— 5	—	—	3	1	—	—	1	2	—	—
6—10	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
11—15	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—
16—20	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—

Es ist sogleich ersichtlich, daß dieser Wärmegrad durchaus unregelmäßig verteilt war, ob wir die ganze Zugszeit hiefür ins

Auge fassen oder nur die des Hausrötels vom 5. 3—15. 4 berücksichtigen. Wie mit dieser mittleren Temperatur von 5° verhält es sich offenbar mit allen andern. Man braucht nur einen Blick auf die meteorologischen Tabellen zu werfen, um sich davon zu überzeugen. Es ist also den Zugvögeln ganz unmöglich, sich für ihr Eintreffen und ihren Zug auf einen ihnen passenden Wärmegrad einzurichten. Sie wandern unabhängig von den Wärmeverhältnissen, wenn die Zeit hiefür gekommen ist; sie sind bei ihrem Zug auf die Zeit, nicht aber auf die Wärme eingestellt. Direkt kommt diese bei der Zugserscheinung gar nicht in Frage, wohl aber indirekt insofern, als von den Wärmeverhältnissen die Entwicklung der Pflanzen- und Tierwelt im Frühling abhängt, und damit den heimgekehrten Vögeln die nötige Nahrung geboten ist oder nicht.

Ebenso unabhängig wie von den Wärmeverhältnissen sind die Zugvögel aber auch von den nicht minder wechselnden übrigen meteorologischen Bedingungen bei ihren Wanderungen, wie vom Wind und der Lage der Depressionen. Ausdrücklich soll hervorgehoben sein, daß diese Behauptung nur für normale Zustände in der Luft gilt; denn Unwetter, Sturm, schwere Niederschläge hindern selbstverständlich den Vogel auf seinen Wanderungen. Wenn das auch von kalter Witterung behauptet wird, so liegt die Ursache nicht bei dieser, sondern beim Nahrungsmangel, der dann eintritt, weil gewöhnlich die Erde mit Schnee bedeckt ist. Oft trifft man bei Behandlungen des Frühlingszuges Sätze wie: infolge des warmen Wetters ist die und die Art zu der und der Zeit eingetroffen. Dabei vergißt man, daß häufig auch gesagt werden müßte: trotz der rauhen Witterung u. s. w. Denn wenn und insoweit die vorhergehenden Ausführungen richtig sind, ist der Zug von dieser unabhängig. Beide Erscheinungsreihen — Zug und Wetter — gehen nebeneinander her, aber ohne daß letztere für gewöhnlich zu ersterer einen bedingenden oder ursächlichen Faktor abgäbe.

In unserer Zeit ist man vielleicht etwas zu sehr geneigt nur anzuerkennen, was mit Massen erfaßt werden kann; so hat man nach Zusammenhängen gesucht, die nicht bestehen, und die Beweiskraft der alten Beobachtung, daß auch Käfigvögel, die doch beständig in gleichmäßigsten äußeren Bedingungen leben, das „Zugweh“ zeigen, ganz vergessen. Wenn ich nun den Schluß ziehe, die Zeit sei der wichtigste Zugfaktor, so ist damit weiter gesagt, daß der Vogelzug so, wie er bei uns in die Erscheinung tritt, eine Instinkthandlung ist, über deren auslösende Ursachen wir vorläufig noch gar nichts auszusagen vermögen. Da mein hier nachdrücklicher als früher vertretener Standpunkt sich zur allgemein herrschenden Ansicht in einigen Gegensatz stellt, habe ich die Frage weiter zu beleuchten gesucht und hiefür zunächst das mir bereits bekannte Material aus Elsaß-Lothringen gewählt. Die Zusammenstellung ergibt:

Tabelle 3.

Zugstemperaturen in Elsafs-Lothringen.

Wärmegrade	Star		Singdrossel		Rauchschwalbe		Kuckuck		Mehlschwalbe		Nachtigall	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—12	1											
—11	—											
—10	—			2								
—9	—	2		3								
—8	2	3		2								
—7	2	2	2	2								
—6	1	2	1	8								
—5	4	8	2	13								
—4	10	13	4	12								
—3	12	12	5	17	1	3						
—2	8	16	8	27	—	2						
—1	5	27	3	28	—	3						
0	16	26	8	61	1	8	3	3	1	3		1
1	14	61	4	55	—	10	—	4	—	4		2
2	18*	54	14	**62**	2	15	3	7	—	8		4
3	**14**	**66***	19	**62***	3	15	6	7	5	6	2	6
4	**19**	57	16*	59	7	22	10	13	3	12	—	8
5	8	49	**21**	55	8	31	26	26	7	23	2	19
6	7	35	16	44	9	54	22	40	15	40	11	34
7	8	44	17	52	**19**	57	27	49	12	46	6	25
8	4	27	11	35	16	**61**	**40**	60	**22**	55	11	43
9	4	9	3	12	13*	48*	17*	52	10	46	7	46
10	1	12	2	18	7	**61**	30	**69***	10*	**61***	10	**51***
11	1	7	3	18	**19**	51	19	63	18	54	14*	49
12	1	3	—	4	11	42	26	57	9	43	15	38
13	160	2	1	3	8	28	13	37	7	28	**18**	28
14		3	160	3	4	40	12	44	6	34	14	29
15		1		1	2	26	15	31	12	27	11	25
16					3	13	1	14	1	14	4	16
17					2	7	—	9	2	9	4	9
18					—	5	—	7	1	6	1	2
19					1	—	1	3	141	2	2	2
20					136	1	271	2		3	2	2
								1		1	135	1
	Zugszeit 1. 2.—10. 3		Zugszeit 1. 2.—15. 3		Zugszeit 21. 3.—30. 4		Zugszeit 1. 4.—10. 5		Zugszeit 1. 4.—5. 5		Zugszeit 6. 4.—5. 5	

Es möge genügen, die Beziehung zwischen Temperatur und Zug nur an sechs Arten darzustellen, bei denen es sich um gleiche wie um neue handelt, die bei der Schweiz nicht berücksichtigt wurden oder mangels Beobachtungen nicht herangezogen werden konnten. Da die meteorologische Zentralstation in Zürich, deren Bibliothek Herr Direktor Dr. Maurer mir in höchst verdankenswerter Weise zu benutzen gestattete, die meteorologischen Angaben aus Elsaß-Lothringen nicht vollständig enthält, konnten nur die 15 Jahrgänge 1890—1905 für die Mitteltemperaturen der Zugszeiten benutzt

werden, während die Zugsbeobachtungen in die Jahre 1885—1895 fallen. Sie sind von Berg, Ornithologische Beobachtungen aus Elsaß-Lothringen, Ornis, Bull. du comité ornith. internat. Bd. 8 und 9, 1896/97 und 1897/98 entnommen. Die Zahlenreihen der Zugstage beziehen sich je nach der Höhenlage auf Straßburg und Rothau, die der Zugszeiten nur auf Straßburg.

Auch hier haben wir dasselbe Bild wie aus der Schweiz, wenn auch etwas weniger gute Übereinstimmung der Doppelreihen. 1° Unterschied der Höchstwerte zeigen der Star und die Rauchschwalbe, 2° der Kuckuck und die Mehlschwalbe, 2—3° die Singdrossel und 3° die Nachtigall, während die arithmetischen Mittel bei der Rauch- und Mehlschwalbe gleich sind und bei den übrigen Arten je um 1° voneinander abstehen. Das Zusammenfallen dieser letztern deutet wiederum darauf hin, daß beide Reihen zueinander in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen; und da ist nun, wie schon bemerkt, nichts anderes möglich, als daß die Vögel unbekümmert um die momentane Temperatur bei uns eintreffen, daß ihre Reihe der Wärmegrade sich der andern einpaßt und anschmiegt; eine Auswahl besonders günstig gelegener Temperaturen findet nicht statt, und darum ist das, was ich früher als Zugsoptimum annahm, gar kein solches; es gibt gar keines.

Diese Ausführungen erhalten eine weitere Stütze, wenn wir die Asymmetrie der Doppelreihen ins Auge fassen. Bei denen über den Mauersegler, die Mehlschwalbe, den Wiesenschmätzer und Kuckuck in der Schweiz, ferner bei denen der Rauchschwalbe aus dem Elsaß sind beidseitig die Höchstwerte nach unten, also gegen höhere Temperaturen verschoben, weil eben offenbar die Vögel mit der jeweilen herrschenden Temperatur sich begnügen, aber darin keine Auswahl treffen.

Wenn in einigen Reihen die Temperaturen der Zugstage über die der Zugszeit hinausgehen, so ist das nicht einem Fehler in der Zusammenstellung zuzuschreiben, sondern kommt davon her, daß die beiderseitigen Wärmegrade verschiedenen Orten entnommen sind, sie dann hier nicht übereinstimmten. Überhaupt sagen die einzelnen Zahlen der Kurven sehr wenig, da sie ganz zufälliger Art sind. Nur innerhalb der Reihen, deren An- und Absteigen in den großen Zügen ins Auge zu fassen ist, haben sie Wert und Bedeutung.

Die Bemerkung dürfte noch am Platze sein, daß die Zeitspanne als Zugszeit angenommen wurde, innerhalb der die Tage fast lückenlos oder dann je mit mehreren Beobachtungen vertreten sind; die vor- und nachher verzeichneten vereinzelten Angaben blieben als Ausnahmserscheinungen unberücksichtigt.

Die Suche nach weiterem Material hat mich dann auf solches aus Württemberg geführt, das allerdings nur drei Arten betrifft; auch erstrecken sich die Beobachtungen leider nur über zwei und

drei Jahrgänge. Die bezüglichen Angaben sind in den Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft Bayern Bd. 7 und 9, 1906 und 1908, in der Arbeit von Lampert, Die Frühjahrsbesiedelung von Württemberg im Jahre 1910. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Bd. 70, 1914 enthalten. So entstand die Tabelle 4, die sich auf den Hausrötel, die Rauchschwalbe und den Kuckuck erstreckt. Die Zahl der

Tabelle 4.

Zugstemperaturen in Württemberg.

Wärmegrade	Hausrötel Mitteltemperaturen der Zugstage	Hausrötel Mitteltemperaturen der Zugszeit	Rauchschwalbe Mitteltemperaturen der Zugstage	Rauchschwalbe Mitteltemperaturen der Zugszeit	Kuckuck Mitteltemperaturen der Zugstage	Kuckuck Mitteltemperaturen der Zugszeit
		1				
		3				
		4				
—4		6				
—3		7	1	1		
—2	10	16	3	3		1
—1	13	29	3	6		4
0	13	35	5	5	4	3
1	24	43	1	15	—	7
2	28	74	10	24	2	15
3	18	83	12	31	12	18
4	28	35	25	41	6	30
5	27	**136**	22	81	30	53
6	17	125	19	54	**36**	42
7	**33***	121*	27	84	30	60
8	32	116	24*	101	28	75
9	24	108	**31**	102	31*	70*
10	11	99	19	**104***	19	**78**
11	10	87	19	101	30	77
12	10	70	19	97	31	63
13	12	57	22	80	27	56
14	3	43	10	71	21	45
15	1	20	6	39	8	20
16	2	8	13	32	1	12
17	—	8	1	33	316	12
18	316	4	2	9		5
19		—	294	6		2
20		1		5		2
21		1		2		1
	Zugszeit 5. 3—30. 4		Zugszeit 1. 4—15. 5		Zugszeit 6. 4—5. 5	

Beobachtungen ist bei allen drei Arten von befriedigender Größe, doch ist namentlich die Reihe für den Kuckuck recht unregelmäßig ausgefallen, offenbar deshalb, weil nur drei Jahre hiefür herangezogen werden konnten, nämlich 1906, 1908 und 1910. Die Angaben der anderen Arten kommen aus den beiden ersten Jahren; die Zugstemperaturen wurden den meteorologischen Beobachtungsstationen Stuttgart und Hohenheim aus den Jahren 1897—1911 entnommen.

Die Hauptzahlen stimmen nur bei der Rauchschwalbe gut überein, weniger beim Hausrötel, am schlechtesten beim Kuckuck, während die arithmetischen Mittel wieder sehr nahe zusammenfallen; völlig beim Kuckuck, mit $^1/_2{}^0$ Unterschied beim Hausrötel, mit $1^1/_2{}^0$ bei der Rauchschwalbe. Ich zweifle nicht daran, daß die Übereinstimmung hier besser ausgefallen wäre, wenn mehr Beobachtungsjahre hätten in Berücksichtigung gezogen werden können.

Aus dem reichen Material, das die „Aquila" über den Frühlingszug in Ungarn enthält, habe ich ganz willkürlich die in Tabelle 5 behandelten sechs Arten ausgewählt. Die bezüglichen Angaben rühren von den Jahren 1899—1909 her und aus dem Ge-

Tabelle 5.

Zugstemperaturen in Ungarn.

Wärmegrade	Waldschnepfe		Storch		Rauchschwalbe			Kuckuck		Pirol		Wachtel	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der			Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage		Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—7		2											
—6		3											
—5		3											
—4		4											
—3	2	13		3			2						
—2	—	7		5			5						
—1	1	12		8			5						
0	—	26	3	14	2	1	14	1	1				
1	6	33	3	18	1	1	18	—	1				
2	13	55	7	34	7	6	34	—	1		1		1
3	11	69	23	43	18	14	43	—	3		1	1	1
4	18	58	22	47	36	14	47	—	12	1	1	—	1
5	12	56	8	45	31	9	45	2	11	1	5	—	5
6	**24***	71*	26	76	37	15	76	5	25	3	8	—	8
7	21	**83**	40	79	75	31	79	3	29	1	13	4	13
8	14	50	**55**	**108***	95	55	**108**	**31**	61	10	37	9	37
9	16	51	30*	89	101	28	89*	4	55	2	35	2	35
10	15	41	46	85	68*	**68***	86	23	60	15	37	9	37
11	3	24	20	78	125	39	78	19*	73*	15	49	14	49
12	5	22	21	84	**146**	31	84	23	**80**	**22**	**57**	7	**57**
13	6	20	25	71	56	28	71	13	63	12*	49*	7*	49*
14	167	7	8	50	36	35	50	9	62	16	**57**	**16***	**57**
15		5	9	43	33	19	43	24	56	19	49	15	49
16		3	8	22	11	9	22	7	38	4	34	12	34
17		1	—	7	2	2	7	5	20	6	18	3	18
18		1	1	10	10	8	10	1	25	5	24	1	24
19			355	1	2	1	1	—	9	7	9	7	9
20				3	892	414	3	1	8	9	8	5	8
21								171	4	—	4	2	4
22									2	2	2	5	2
23									1	—	1	—	1
										150		119	
	Zugszeit 1. 3.—5. 4.		Zugszeit 11. 3.—30. 4.		Zugszeit 11. 3.—30. 4			Zugszeit 6. 4.—10. 5.		Zugszeit 16. 4.—10. 5		Zugszeit 16. 4.—10. 5	

biet, das den 47. bis 48.° n. B. und den 35. bis 37.° Länge östlich von Ferro umfaßt. Ich wählte dieses Gebiet, weil Budapest darin liegt, von dem die meteorologischen Angaben in unserer Zentralstation bis 1909 vorhanden sind. Darum wurden auch nicht weitere Zugszeiten zur Vergleichung herbeigezogen. Die Mitteltemperaturen fallen in die Jahre 1890—1909. Die in der genannten Zeitschrift zugrunde gelegten Abgrenzungen der Gebiete mochte ich nicht annehmen, weil sie in den ersten Jahrgängen die Breitenkreise durch das ganze Reich geben, also nicht tiergeographische Einheiten betreffen, während mir die Gebiete, in die in den späteren Jahren das ganze Land zerlegt wurden, teils zu groß erschienen, als daß die Mitteltemperaturen durchweg richtig hätten sein können, teils auch die Angaben über die Wärmeverhältnisse fehlen. Ich denke, gegen die von mir angenommene Begrenzung werde nicht viel eingewendet werden können, wenn sie auch nicht eine gut abgeschlossene geographische Einheit umfaßt.

Die Zusammenstellung der Temperaturen an den Zugstagen der Waldschnepfe, des Storches, der Rauchschwalbe, des Kuckucks, Pirols und der Waldschnepfe zeigen wieder das schon bekannte Bild wie die Arten aus den bereits behandelten Ländern. Die Höchstzahlen liegen bei den gleichen Temperaturen beim Storch, dem Pirol und der Wachtel. Große Unterschiede zeigen hier die Rauchschwalbe und der Kuckuck. Letzterer hat überhaupt einen sehr unregelmäßigen Verlauf der Kurve über die Zugstage; offenbar sollte die Zahl der Beobachtungen größer sein. Bei jener kann zur Erklärung des Abstandes der Höchtzahlen angeführt werden, daß fast 500 Angaben aus dem einzigen Jahre 1898 stammen; derart wird die Kurve sehr einseitig beeinflußt und diese Einwirkung durch die übrigen Jahrgänge nicht genügend ausgeglichen. In der Tat ergeben diese die mittlere der drei Reihen, wo die Höchstzahl in der Mitte der beiden andern liegt.

Die arithmetischen Mittel zeigen auch hier nirgends mehr als 1° Unterschied bei den beiden resp. drei Parallelreihen, so daß darüber nichts weiter zu sagen bleibt. Bemerkenswert ist an dieser ungarischen Gruppe, daß das Ergebnis durchaus dasselbe bleibt, ob wir es mit nur 120 oder mit 900 Beobachtungen zu tun haben. Wünschenswert wäre immerhin, wenn die Frage von einem landeskundigen Fachmann nachgeprüft würde, da einem ortsfremden die Bearbeitung und Zusammenstellung des Materials nicht ohne Schwierigkeiten möglich ist.

In „Aquila" Bd. 9, 12 und 16 finden sich Angaben über den Einzug vom Storch, der Rauchschwalbe und dem Kuckuck in Holland. Da sie von verschiedenen Örtlichkeiten herrühren, habe ich, um auch hier die vorliegende Frage nachzuprüfen, die meteorologischen Angaben mehreren Beobachtungsstationen entnommen. Sie umfassen die Jahre 1891—1907.

Die Zugsbeobachtungen fallen in der Mehrzahl auf die Jahre 1899—1908, mit wenigen Ausnahmen auf frühere Jahre. Die Zahlenreihen gleichen durchaus den früheren. Beim Storch und Kukuck liegen die Maxima der beiden Reihen um 2, bei der Rauchschwalbe um 1° auseinander, während die arithmetischen Mittel beim Storch völlig zusammenfallen, bei den beiden andern je um einen halben Grad voneinander abstehen.

Tabelle 6.

Zugstemperaturen in Holland.

Wärmegrade	Storch		Rauchschwalbe		Kuckuck	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—3		4				
—2		5				
—1		7				
0	2	26				
1	8	37				
2	12	63		3		3
3	6	67	2	8		8
4	19	90	4	20	1	22
5	16	108	12	52	7	50
6	14*	**125***	14	69	14	69
7	17	103	21	88	11	88
8	**32**	105	31	**103**	10	**103**
9	14	66	**32***	84	13	83
10	3	35	13	81*	**17***	81*
11	1	22	17	67	7	67
12	2	21	16	78	15	78
13	—	18	6	42	16	42
14	2	8	7	40	5	40
15	1	6	1	25	2	26
16	149	2	4	15	14	15
17		2	2	15	2	15
18			182	8	3	8
19				—	—	—
20				2	2	2
					139	
	Zugszeit 1. 3.—15. 4		Zugszeit 1. 4.—10. 5		Zugszeit 10. 4.—20. 5	

Nicht ohne Interesse ist die Vergleichung der Lage der arithmetischen Mittel bei gleichen Arten aus verschiedenen Ländern. Sie fallen bei der Singdrossel in der Schweiz und in Elsaß-Lothringen auf 4°; beim Hausrötel in der Schweiz auf 5°, in Württemberg auf 6—7°; bei der Rauchschwalbe in der Schweiz auf 7°, in Württemberg auf 8°, in Elsaß-Lothringen und in Holland auf 9°, in Ungarn auf 10°; bei der Mehlschwalbe in der Schweiz auf 9, in Elsaß-Lothringen auf 9—10°; beim Kuckuck in der Schweiz, in Elsaß-Lothringen und in Württemberg auf 9, in Holland auf 10°,

in Ungarn auf 11—12°; beim Storch in Holland auf 6, in Ungarn auf 9°. Also hat die Schweiz immer die niedrigsten, Ungarn die höchsten mittleren Temperaturen für den Einzug. Ob hier irgend eine Beziehung verborgen liegt? Die Untersuchung sollte nach dieser Seite an weiterem Material fortgeführt werden.

Um der hier behandelten Hauptfrage: Zusammenhang des Einzuges der Vögel mit den Wärmeverhältnissen noch allseitiger nachzugehen, habe ich den Herbstzug einiger Arten in der Schweiz vorgenommen, wo eine genügende Zahl von Beobachtungen zu Rate

Tabelle 7.

Zugstemperaturen im Herbst.

Wärmegrade	Feldlerche		Bachstelze		Hausrötel		Gartenrötel	
	Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der		Mitteltemperaturen der	
	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit	Zugstage	Zugszeit
—7		2		2				
—6		1		1				
—5		1		1				
—4	1	2		2		1		
—3	2	12		10		1		
—2	1	17	1	14		4		1
—1	1	33	—	33		7		1
0	4	77	2	71	1	22		5
1	6	82	5	82	1	24		10
2	13	104	9	94	3	41	2	17
3	9	116	6	116	8	44	—	17
4	5	120	17	120	13	62	2	30
5	13	134	6	134	13	76	2	30
6	15	160	25	163	22	114	6	60
7	20	**167**	34	177	18	132	4	64
8	15	143	21	149	24	120	4	77
9	20*	148*	27	158	33	141	6	113
10	18	129	**35***	141*	33	136	7	109
11	16	124	23	144	29*	143*	11	125
12	**24**	144	**35**	**182**	**34**	**178**	**15***	**168***
13	9	126	29	174	28	174	13	158*
14	8	118	20	172	33	172	7	160
15	11	76	11	127	16	127	4	117
16	3	57	7	114	8	109	1	90
17	2	41	9	88	8	88	8	73
18	4	32	2	91	6	90	6	72
19	—	16	2	78	2	79	2	69
20	—	4	3	29	3	38	—	28
21	4	1	7	37	5	41	2	27
22	1	3	1	16	341	23	1	21
23	2	1	337	7		14	103	5
24	227					1		
25								
	Zugszeit 11. 9.—30. 11.		Zugszeit 21. 8.—30. 11		Zugszeit 21. 8.—10. 11		Zugszeit 26. 8.—25. 10	

gezogen werden konnte. Das war jetzt nur möglich für die Feldlerche, die Bachstelze, den Haus- und den Gartenrötel. Während die Maxima der zusammengehörenden Zahlenreihen bei der ersteren Art 5° Unterschied aufweisen, stimmen sie bei den andern völlig überein. Das letztere ist auch der Fall für die arithmetischen Mittel bei der Bachstelze und dem Hausrötel; die Feldlerche und der Gartenrötel haben $^1/_2{}^0$ Abstand in den beiden Reihen, also hier wiederum ein sehr gutes Zusammentreffen. Die Antwort auf unsere Hauptfrage ist demnach immer dieselbe, und es dürfte als genügend erhärtetes Ergebnis aus all diesen Untersuchungen zu entnehmen sein, daß in der Tat der Vogelzug im Frühling wie im Herbst sich von der jeweiligen Temperaturlage unabhängig abspielt. Es wäre denn, daß die hier zur Ermittlung angewendete Methode als falsch nachgewiesen werden könnte. Mir scheint dies allerdings nicht der Fall und von Wert zu sein, wenn sie noch auf weit breiterer Grundlage durchgeprüft würde.

Welchen Einfluß hat die Lage der Depressionen auf die Zugserscheinungen? Diese Frage beantwortet Hegyfoky, der die von der Ungarischen Ornithologischen Zentrale gesammelten Beobachtungen von meteorologischen Gesichtspunkten aus bearbeitete, in der „Aquila" 10. 1903, in folgendem Schlußsatz: „Die Ankunftsdaten kulminieren, wenn die gute Seite der Depressionen gegen Ungarn, oder falls sie in Ungarn sind, gegen Osten gerichtet ist. d. h. wenn ihr Zentrum in Westungarn, oder im Westen, Nordwesten von unserem Lande hin sich befindet. Dazumal herrschen warme Südströmungen, um das Zentrum herum regnet es, weiter gegen Osten ist meist klares, trockenes Wetter; dort herrscht nämlich hoher Druck (Anticiklon) und an dessen Westseite warmes, klares Wetter mit schwächeren Südwinden. Stellt sich aber in der östlichen Hälfte von Europa niedriger Druck ein und kommt der hintere Teil der Depression über uns zu liegen, so bekommen wir kühles, regnerisches Wetter, welches im Frühling oft in Schneefälle übergeht; flugs werden die Ankunftsdaten seltener, besonders bei Arten von zarterer Konstitution." Die Ausdrücke „Vorder- und Hinterseite" der Depressionen beziehen sich auf deren Vorrücken, das im ganzen von Westen nach Osten stattfindet. Die „gute" Seite ist ihr südlicher Teil.

Ich habe nun das nach der Temperatur behandelte Material auch nach dieser Hinsicht zusammengestellt und zu diesem Zwecke die Lage der Depressionen in den vier Quadranten NW, NO, SO und SW angegeben. Nicht gerade selten kommt es vor, daß der die Windrichtung eines bestimmten Gebietes beeinflussende barometrische Tiefstand nicht ersichtlich ist, weil mehrere solche Minima vorhanden sind, oder weil kein Wind weht und in weitem Umkreis gleichmässiger Luftdruck herrscht. Diese Fälle habe ich mit x bezeichnet, und sie umfassen demnach ganz verschiedene Wetter-

lagen. Auch hier haben wir es wieder mit Erstbeobachtungen zu tun. Nun hatte Elsaß-Lothringen an 277 Tagen mit 744 Angaben NW-Lage der Depressionen, an 187 Tagen mit 425 Angaben NO-Lage, an 158 Tagen mit 324 Angaben SO-Lage, an 118 Tagen mit 372 Angaben SW-Lage. Die x-Lage ist 52mal mit 115 Angaben verzeichnet. Die Durchschnitte auf den Tag berechnet sind bei NW-Lage 2,7, bei NO-Lage 2,3, bei SO-Lage 2, bei SW-Lage 3,1 und bei x-Lage 2,1. Gesamtzahl der Angaben 1865, Durchschnitt 2,5.

Um zu sehen, wie in der Schweiz in verschiedenen Zeitabschnitten sich diese Verhältnisse gestalten, nahm ich einerseits die Beobachtungen von 1885—1901, anderseits die von 1902—1917 zusammen. Für die erste Gruppe ergaben sich bei NW-Lage an 77 Tagen 654 Beobachtungen, bei NO-Lage 52 und 402, bei SO-Lage 57 und 327, bei SW-Lage 37 und 302, bei x-Lage 21 und 131. Die Durchschnitte sind 8,7; 8; 6; 8,2 und 6,2. Bei der zweiten Gruppe sind die entsprechenden Zahlen 357 und 1064; 211 und 584; 260 und 725; 102 und 291; 46 und 108; die Durchschnitte 3; 2,8; 2,8; 2,8; 2,4. Für die ganze Schweiz endlich 434 und 1718; 263 und 986; 317 und 1052; 139 und 593; 67 und 239; die Tagesmittel 4; 3,7; 3,3; 4,3; 3,6. Die Zahl der Angaben beträgt 1816 und 2772, im ganzen 4588. Die Schweiz und Elsaß-Lothringen haben zusammen 6568 Beobachtungen und ihre Mittel sind 3,4; 3,1; 2,9 und 3,7; für die x-Lage 3.

Der besseren Übersicht halber sei noch folgende Darstellung gewählt und dabei nur Tagesmittel berücksichtigt.

Elsaß-Lothringen

2,7	2,3
3,1	2

2,1

1980 Beob.

Schweiz 1885—1901

8,7	8
8,2	6

6,2

1861 Beob.

Schweiz 1902—1917

3	2,8
2,8	2,8

2,4

2772 Beob.

Schweiz 1885—1917

4	3,7
4,3	3,3

3,6

4588 Beob.

Elsaß-Lothringen u. Schweiz

3,4	3,1
3,7	2,9

3

6568 Beob.

Die Durchschnittszahlen finden sich hier jeweilen in ihre Quadranten hineingesetzt, die der x-Lagen daneben. Mit Ausnahme der Schweiz 1902—1917 haben wir überall eine gewisse Bevorzugung der linken Hälfte des Kreuzes und eine noch stärkere des südwestlichen Quadranten; also hätten wir den stärksten Zug zu verzeichnen, wenn das barometrische Minimum im SW liegt, etwas schwächeren, wenn es im NW, und den schwächsten, wenn es im SO sich befindet. Aber die Unterschiede sind überall so gering,

daß von einem maßgebenden Einfluß der Depressionen keine Rede sein kann. In Prozenten ausgedrückt hätten wir beim letzten Kreuz deren 22, 24, 26 und 28, wenn wir sie ansteigend ordnen. Dann ist beachtenswert, wie mit den höheren Beobachtungszahlen von Elaß-Lothringen zu der Schweiz und der Summe beider die Unterschiede sich verringern, so daß sie wohl bei besserer Beobachtungstätigkeit auch kleiner ausgefallen wären. Doch zeigt sich darin, daß die SW- und NW-Lage des geringern Luftdruckes mit größeren Durchschnitten auftritt, Übereinstimmung mit den Ergebnissen aus Ungarn, so daß die Frage einer weitern Prüfung wohl wert ist.

Nun dürfen aber auch hier diese Zahlen nicht nur so einfach miteinander verglichen werden, sonst kann leicht ein falscher Schluß die Folge sein. Es zeigt sich nämlich, daß namentlich die NW-Lagen barometrischen Tiefstandes häufig viele Tage nacheinander bestehen, dann also eine länger andauernde, gleichmäßige und ruhige Wetterlage die Folge, die selbstverständlich dem Zug der Vögel günstiger ist als rasche und große Wechsel. Dieses Umstandes wegen mag jener Viertelskreis den andern gegenüber etwas begünstigt erscheinen. Dies trifft weniger zu für den SW-Quadranten, so daß hier die Sache etwas anders liegt und gesagt werden muß, daß bei südwestlichen Tieflagen des Luftdruckes der Zug lebhafter zu sein scheint als bei allen andern; wenigstens fallen auf diese die verhältnismäßig größere Zahl von Beobachtungen. Da nun aber dieser Mehrbetrag bescheiden sich herausstellt, neige ich doch der Auffassung zu, daß auch die Depressionen bei uns nicht von großem oder gar entscheidendem Einfluß auf den Vogelzug sind.

Bezüglich des Barometerstandes und des Windes glaube ich in den erwähnten Arbeiten den gleichen Nachweis zur Genüge erbracht zu haben. In unserm Gebiet also, scheint mir, sind Vogelzug und Wetterlage zwei Erscheinungen, die im ganzen genommen, nur nebeneinander hergehen, ohne daß letztere eine irgendwie ausschlaggebende Bedingung für jene ist. Selbstverständlich muß man hier wie bei den Temperaturverhältnissen die ganze Erscheinung in ihren großen Zügen auffassen und nicht zu viel Gewicht auf einzelne Vorkommnisse legen. Ich legte meine Zusammenstellung über die Lage der Depressionen und den Vogelzug auch Herrn Dr. Maurer, Direktor der Schweizerischen Meterolog. Zentralanstalt in Zürich vor, der die Güte hatte, mir über meine Auffassung sein Gutachten abzugeben. Er pflichtete ihr vollständig bei und fand, es gehe bei diesem Resultat nicht an, den NW- und SW-Lagen einen begünstigenden Einfluß gegenüber den andern zuzuschreiben; denn es spielen da allerlei kleine Umstände mit, die das Ergebnis im einzelnen zu verändern imstande seien; so seien u. a. schon die Grundlagen für die synoptischen Wetterkarten nicht in allen Quadranten gleichwertig.

Es ist oben darauf hingewiesen worden, daß Ungarn höhere arithmethische Mittel der Temperaturreihen aufweist als die Schweiz. Anläßlich einer andern Arbeit kam ich dazu, die Einzugsmittel beider Länder wenigstens für eine Anzahl von Arten miteinander zu vergleichen.

In der Tabelle 8 sind diese für das Elsaß, die Schweiz und Ungarn nebeneinander gestellt. Die Reihenfolge ist so, wie die Arten in Ungarn eintreffen. Es ist sogleich ersichtlich, daß das Elsaß im allgemeinen ein früheres mittleres Eintreffen verzeichnet als die Schweiz; aber weiter auch, wie die frühen Arten in Ungarn entschieden später einrücken als in den beiden andern Gebieten, während die späten Arten dagegen früher sind, der ganze Zug also dort auf eine etwas kürzere Zeitspanne sich verteilt als hier. Die Erklärung ergibt sich aus der Vergleichung der mittleren Temperaturen der Zugsmonate der drei Gebiete. Sie betragen im Elsaß (gestützt auf die 15 Jahre, die oben den Temperaturreihen zugrunde lagen) im Februar 2,5°, im März 5,8, im April 9,6°; in Zürich (nach Hann, Klimatologie 1911) 0,8°, 3,8°, 8,8°, in Budapest (nach den oben in Rechnung gezogenen 20 Jahrgängen) 0°, 5,2°, 10,4°. Das Elsaß ist also mit höheren Februar- und Märztemperaturen vertreten als Zürich, und beide sind höher als Ungarn, während hier die Apriltemperaturen höher sind als dort. Der Frühling rückt in Ungarn später, dafür aber rascher ein als bei uns und diesem Verhalten haben sich die Zugvögel angepaßt, wie sie im Elsaß gegenüber der Schweiz durch früheren Einzug auf die höheren Februartemperaturen reagieren. So zeigen sie sich in jedem Land auf die örtlichen Verhältnisse eingestellt. Der rasche Anstieg der Temperaturen in Ungarn bedingt nun offenbar, daß da die oben in den Doppelreihen angemerkten Mittel auch höher zu liegen kommen als im Elsaß und der Schweiz.

Auch hier darf man wohl in der Vergleichung nicht zu einläßlich werden, weil die Mittel auf verschiedenen Anzahlen von Beobachtungen und Beobachtern errechnet wurden, weil diese nicht gleichzeitig tätig waren, weil für das Elsaß und die Schweiz die arithmetischen Mittel angegeben sind, während es sich vermutlich bei Ungarn um die historischen Mittel (Aquila Bd. 14, 1907) handelt, die aus dem Zugsanfang und -ende gebildet sind.

Mit der vorgetragenen Auffassung, daß die Zugvögel bei ihrem Eintreffen sich der mittleren Wasserlage jedes Landes angepaßt haben, stimmt die vielfach bestätigte Beobachtung, daß sie jeweilen wieder an ihren früheren Standorte zurückkehren.

Für die Richtigkeit der Ansicht, daß die Vögel in ihrem Einzug auf die Zeit, nicht auf gewisse Wärmegrade eingestellt sind, kann auch noch darauf hingewiesen werden, daß der Kuckuck in die Schweiz schon bei −6, in Ungarn erst bei 5° einzieht. Bis zu diesem Wärmegrad hat die Schweiz schon 49, also 15% aller

Angaben verzeichnet. In Holland zieht die Rauchschwalbe bei 3° ein, in der Schweiz bei —5°. Bei 3° sind hier schon 35 = 16% der Beobachtungen festgestellt.

Tabelle 8.

Einzugsmittel.

Art	Elsaß	Schweiz	Ungarn
Feldlerche	25. 2	28. 2	2. 3
Star	24. 2		4. 3
Bachstelze	7./8. 3	8. 3	13. 3
Singdrossel	3. 3	8. 3	13. 3
Rotkehlchen		19. 3	21. 3
Hausrötel		23. 3	26. 3
Weidenlaubsänger		23. 3	29. 3
Rauchschwalbe	8. 4	8. 4	6. 4
Gartenrötel		7. 4	7. 4
Mehlschwalbe	15. 4	15./16. 4	13. 4
Kuckuck	9. 4	18./19. 4	15. 4
Nachtigall	18. 4	24. 4	16. 4
Schwarzkopf		10. 4	19. 4
Mauersegler		29./30. 4	1. 5
Gartenspötter		9./10. 5	3. 5

Endlich ist es eine allgemein und immer wieder sich zeigende Tatsache, daß bei jeder Art der Einzug zu einer gewissen Zeit beginnt, seine Häufigkeit bis zu einem späteren Zeitpunkt anwächst, um dann wieder abzuflauen; die Zugskurve ist also schematisch in ihrem Verlaufe so: ⌒, während die Temperatur in dieser Zeit beständig ansteigt: ⟋. Wenn die Wärme nun der die Erscheinung bedingende Faktor wäre, müßte ihre Kurve der der Wärme entsprechen, die größte Frequenz am Ende der Zugszeit eintreten. Ein „Wärmetheoretiker“ wird nun schwer haben zu zeigen, warum die steigende Wärme im ersten Teil der Zugszeit das Eintreffen der Vögel befördern, im zweiten aber hemmen sollte. Nach meiner Darstellung aber können die Verhältnisse gar nicht anders liegen, als es wirklich der Fall ist: die während der Zugszeit am meisten vertretenen Mitteltemperaturen haben den größten Zug, alle anderen Wärmegrade zeigen ihn im ungefähren Verhältnis schwächer als sie weniger vorkommen, weil der Zugvogel für seine Wanderung auf die Zeit, den Gipfel der obigen Kurve eingestellt und angepaßt ist.

Referate.

Becher, Erich. Die fremddienliche Zweckmäfsigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen.

Leipzig 1917, Veit & Co., 148 Seiten.

In der vorliegenden Schrift behandelt der Philosoph E. Becher ein interessantes Kapitel zweckmäßiger Anpassung ganz besonderer Art. Die Pflanzengallen sind bekanntlich Wucherungen des Pflanzengewebes, welche durch den Stich, die darauf folgende Eiablage und Larvenentwicklung gallicoler Insekten (Gallwespen, Gallfliegen, Pflanzenläuse u. a.) hervorgerufen werden. Sie haben in der Neuzeit durch Kerner von Marilaun, Ross und Küster zusammenfassende Darstellungen gefunden. An der Hand derselben entwirft der Verfasser ein sehr anschauliches Bild von den zahllosen zweckmäßigen Einrichtungen, welche die Gallen bieten, Zweckmäßigkeiten, welche nicht der die Gallen erzeugenden Pflanze zu gute kommen, sondern dem das Leben der Pflanzen mehr oder minder schädigenden Parasiten, die daher nicht „artdienlich", sondern „fremddienlich" sind, zwei Ausdrücke, welche der Verfasser neu in die Literatur einführt und die vortrefflich geeignet sind, das Eigentümliche des durch die Pflanzengallen gegebenen Anpassungsproblems zu kennzeichnen. Die den Gallen zukommenden, sie vom gewöhnlichen Pflanzengewebe unterscheidenden Einrichtungen haben zunächst den Zweck, durch starke Zellwucherung dem Parasiten reiche Nahrung zu liefern. Die meisten derselben lassen sich verständlich machen aus der Wechselwirkung des vom Parasiten ausgehenden spezifischen Reizes und der normalen Reaktionsform pflanzlicher Gewebe. Immerhin gibt es auch hier mancherlei Besonderheiten, die dieser Erklärung Schwierigkeiten bereiten. In noch höherem Maße gilt das letztere von Einrichtungen, die nicht allen Gallen zukommen und die darin bestehen, daß die Pflanze den Galleninwohnern mannigfache Schutzorgane liefert, wie Dorne, struppige Umhüllungen, feste Hüllen, chemische Stoffe, welche verhindern, daß die Gallen und somit auch ihre Inwohner von anderen Tieren gefressen werden, ferner darin, daß die Pflanze den Parasiten das Ausschlüpfen erleichtert, indem sie die Gallen mit Pfropfen und Deckeln versieht, welche abfallen, wenn die Inwohner zum Ausschlüpfen reif sind. Der Verfasser glaubt hier zur Erklärung besondere Gallen bildende Potenzen annehmen zu müssen, welche die Pflanze in Anpassung an ihren Parasiten, somit in Anpassung an eine ihr schädliche Lebensbedingung erworben hat. In ausführlicher Weise erörtert er, daß man derartige fremddienliche Anpassungen nicht durch die Selektionstheorie erklären könne, die ja nur artdienliche Anpassungen verständlich mache. Ebenso versage der Lamarckismus auch in seiner neuen psycho-lamarckistischen Form, selbst wenn man die vielbestrittene Erblichkeit erworbener

Eigenschaften annehmen wollte. Vielmehr werde man genötigt einen über das Individuum hinausgehenden, die Erscheinungen desselben aber beeinflussenden, außerhalb der materiellen Welt stehenden Wesenskern anzunehmen ähnlich, wie sich Schopenhauer den einheitlichen Urwillen, Bergson den „élan vital", v. Hartmann das „Unbewußte", Driesch die Entelechie, Reinke seine Dominanten vorstelle. In diesem Sinn spricht Becher von einem „überindividuellen Seelischen"; er faßt dasselbe als einen „höchst intelligenten Weltgrund" auf; als solcher nehme er an den Erfahrungen aller Einzelwesen Teil. Er rage mit seinen Verzweigungen in dieselben ein und bedinge die Zweckmäßigkeit ihrer Erscheinungsweise, welche daher nicht notgedrungen individualistisch sein müsse, sondern auch altruistisch wie in den uns vorliegenden Fällen sein könne. Daraus „daß die seelischen Faktoren im Einzelwesen sehr beschränkt sind, nur einen winzigen Teil des überindividuellen Seelenwesens ausmachen", sucht Becher die Unvollkommenheiten der organischen Zweckmäßigkeit zu erklären, welche geradezu zu dysteleologischen Einrichtungen führen können. Er ist freilich nicht darüber im Zweifel, daß viele Biologen Gedanken, wie er sie ausgesprochen habe, als metaphysische Verirrungen weit von sich weisen werden. Er hofft aber, daß es ihnen gehen möge, wie der Atomistik, welche ebenfalls Jahrzehnte lang als metaphysisch in Mißkredit gebracht worden sei, in der Neuzeit aber zahlreiche und glänzende Erfolge davon getragen habe, wenn er auch zugibt, daß der vorgeschlagene Erklärungsversuch ein gewagter sei. Biologen werden das vortrefflich und klar geschriebene Schriftchen mit Genuß lesen, wenn sie auch den Optimismus des Verfassers nicht teilen. **R. Hertwig.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **August 1918** **Nr. 8**
ausgegeben am 31. August

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: E. Wasmann, Zur Lebensweise und Fortpflanzung von *Pseudacteon formicarum* Verr. *(Diptera, Phoridae)*. S. 317.
P. Riebesell, Einige zahlenkritische Bemerkungen zu den Mendelschen Regeln. S. 329.
J. S. Szymanski, Das Verhalten der Landinsekten dem Wasser gegenüber. S. 340.
R. Stumper, Psycho-biologische Beobachtungen und Analysen an Ameisen. S. 345.
A. Forel, Zur Abwehr. S. 355.

Zur Lebensweise und Fortpflanzung von *Pseudacteon formicarum* Verr. (*Diptera, Phoridae*).

(230. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen.)
(Mit 1 photographischen Tafel.)

Von E. Wasmann S.J. Valkenburg.

1. Bisherige Berichte.

In seinem klassischen Büchlein „Ameisen, Bienen und Wespen", das 1883 in deutscher Übersetzung erschien, sagt Lubbock[1]) (S. 22): „Rührt man zur Sommerzeit ein Nest der braunen Ameise (*Lasius niger!*) auf, so sieht man meist einige kleine Fliegen über dem Neste schweben und von Zeit zu Zeit auf eine einzelne Ameise niederstoßen. Diese Fliegen gehören zur Gattung *Phora* und zu einer

1) Siehe das Literaturverzeichnis am Schlusse meiner Arbeit. In der 16. englischen Ausgabe von „Ants, bees and wasps" (London 1904) befindet sich die oben zitierte Stelle S. 26.

noch unbekannten Art, die Mr. Verrall so gütig war, für mich zu beschreiben (vgl. den Anhang S. 370). Sie legen ihre Eier in die Ameisen, in deren Innern dann die Larven leben." Lange Zeit blieb dies die einzige Kunde über die Biologie von *Phora formicarum* Verr. 1904 kam J. E. Collin wiederum auf die Beobachtungen Lubbock's zurück und zeigte in der Sitzung der Entomological Society of London einige Exemplare der kleinen Fliege vor, die er jedoch nicht als Parasiten bei *Lasius niger* gefangen hatte, sondern mit dem Streifnetz im Grase. Er fügte auch bei, daß diese Art auf dem Kontinent noch nicht gefunden sei. 1908 berichtete J. H. Wood abermals über *Phora formicarum* in England, aber nicht auf Grund eigener Beobachtungen. Er bezog sich auf Lubbock's und Collin's Funde und bemerkte, daß Lubbock's Originalexemplare wahrscheinlich verloren gegangen seien. Die älteste Kunde über diese parasitische Fliege stammt übrigens, wie Collin mitteilt, bereits von J. O. Westwood, der 1840 im II. Bande seiner „Introduction to the modern Classification of Insects" sagt, er habe oftmals bei Störung der Nester der gemeinen braunen Gartenameise eine sehr kleine *Phora*-Art bemerkt, welche über den Ameisen rüttelte und auf sie herabflog.

Eine Reihe von Beobachtungen über *Phora formicarum* in England gab H. Donisthorpe (1909—1914), der sie nicht nur bei *Lasius niger*, sondern auch bei *Lasius flavus*, *umbratus* und *fuliginosus*, bei *Formica sanguinea*, *Tapinoma erraticum* und *Myrmica lobicornis* sah und auch einige interessante Schilderungen des Benehmens der Fliege gegenüber den Ameisen bietet, die den Bericht Lubbock's in mancher Beziehung ergänzen. So schreibt er z B. (1909, b): „I have at last succeeded in taking this little species. I found it rather commonly at Bewdly Forest, in July, with *Lasius niger*, *L. flavus* and *Formica sanguinea*. The little fly hovers over the ants, flying very steadily, and getting nearer and nearer to an ant, which it strikes at. I found they would strike on ants on my hands, when I kept quite still. It was amusing to watch an ant which had become aware of the presence of the fly, make a dash for safety pursued by the fly." Aus meinen eigenen Beobachtungen wird diese Schilderung noch zu vervollständigen sein.

Die Angabe britischer Entomologen, daß *Phora formicarum* auf dem Kontinent fehle, ist allerdings nicht zutreffend. Der erste, der sie von hier aufführt, scheint, wie P. Schmitz mir mitteilt, der österreichische Dipterologe P. Gabriel Strobl O.S.B. gewesen zu sein in seinen „Dipteren von Steiermark" (S. 125). Aber schon viel früher, im August 1897, hatte P. R. Handmann S.J. ein Exemplar bei *Lasius niger* zu Travnik (Bosnien) gefangen und mir übersandt; bestimmt wurde es allerdings erst später durch meinen dipterologischen Kollegen und Phoridenspezialisten P. Hermann

Schmitz S.J., als er die Dipteren meiner Myrmecophilensammlung durcharbeitete. Die Art muß nach ihm zur Gattung *Pseudacteon* gestellt werden, welche Coquillet 1907 errichtete. Die Synonymie ist folgende:

Pseudacteon formicarum Verrall.
(*Phora formicarum* Verr. 1877 et autorum.)
(*Plastophora formicarum* Brues 1906.)
(*Plastophora formicarum* H. Schmitz 1914.)

2. Eigene Beobachtungen über die Lebensweise.

Ich will nun über meine eigenen Wahrnehmungen an *Pseudacteon formicarum* (Taf. Fig. 1) hier im Süden von Holländisch Limburg berichten. Es ist verwunderlich, daß diese Fliege nicht früher gefunden wurde, da sie hier — und sicherlich auch im benachbarten Rheinland — ungemein häufig ist von Anfang Juni bis Mitte August. Man kann sie in einer Stunde zu vielen Dutzenden an einem einzigen Neste von *Lasius niger* L. fangen. Wahrscheinlich entging sie wegen ihrer Kleinheit (1,17—1,4 mm) und Flüchtigkeit so lange der Aufmerksamkeit der Dipterologen wie der Myrmecologen.

Ich hatte in unserem Garten des Kollegs von Valkenburg am 8. Juni 1917 neben einem Neste von *Lasius niger* ein weißes Tuch ausgebreitet und legte auf dasselbe die Steine, die auf dem Neste waren, um *Homoeusa* und andere Gäste jener Ameise darunter zu fangen. Als nun die Arbeiterinnen in großer Zahl auf dem Tuche umherliefen, sah ich plötzlich eine punktförmig kleine Fliege über ihnen schweben, und zwar bald über dieser, bald über jener Ameise nach Falkenart rüttelnd, um dann plötzlich auf sie herabzustoßen und sich für einen Augenblick auf ihren Hinterleib zu setzen, worauf sie dann eilig wieder davonflog. Bald sah ich mehrere der Fliegen über den Ameisen erscheinen und sie emsig verfolgen. Ihr Benehmen glich sehr demjenigen der parasitischen Braconiden der Gattung *Elasmosoma* bei *Formica*. Das von mir 1909 [2]) beschriebene Verhalten von *Elasmosoma luxemburgense* gegenüber *Formica rufibarbis* sowie der Ameisen dieser Wespe gegenüber stimmt fast vollkommen überein mit jenem der winzigen Phoride gegenüber *Lasius niger* sowie der Ameisen ihr gegenüber. Ich glaubte deshalb im ersten Augenblick eine kleine Braconide gefangen zu haben, bis ich sie unter der Lupe sofort als Phoride erkannte und zwar als *Phora formicarum* Verr.; die Bestimmung wurde durch P. Schmitz bestätigt.

Vom 8. Juni an beobachtete und fing ich die Fliege fast täglich (mit Ausnahme von Regentagen) an diesem und mehreren

2) Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. (Nr. 164), S. 168 (Zoologica, Heft 26).

anderen Nestern von *Lasius niger* in unserem Garten und zwar in immer größerer Anzahl bis Anfang August. Von Mitte August an wurde sie weniger häufig; Ende August zeigten sich nur noch wenige Exemplare, und auch diese schwebten meist nicht mehr über den Ameisen, obwohl es ♀♀ waren, sondern saßen auf Grashalmen beim Neste in der Mittagssonne. Aber noch am 4., 7. und 9. September beobachtete ich an einem der Nester mehrere Exemplare, und zwar über den Ameisen schwebend und auf sie herabstoßend (am 4. IX.: 3, am 7. IX.: 4, am 9. IX,: 1), aber sie verfolgten die Ameisen weit weniger eifrig als früher. Am zahlreichsten zeigten sie sich an vollkommen windstillen, feuchtwarmen Tagen mit teilweise bedecktem Himmel. Am 20. Juli 1917 z. B. waren bei einem der Nester viele gleichzeitig über den Ameisen rüttelnd, und wenn ich eine abfing, erschienen sofort mehrere neue. Während einer Viertelstunde beobachtete ich an einem Neste 50—60 Exemplare und fing davon 25. Die Fangmethode ist sehr einfach. Man stülpt, während die Phoride über einer Ameise rüttelt, rasch ein kleines Fanggläschen, auf dessen Boden mit Äther getränkte Watte sich befindet, über beide Tiere. Dann kann man nach einigen Sekunden beide von dem weißen Tuche, wo man sie leicht sieht, mit einer Pinselspitze aufnehmen und in Alkohol setzen.

Über den geflügelten Männchen und Weibchen von *Lasius niger*, wenn solche ebenfalls auf dem Tuche umherliefen, sah ich die Fliege niemals rütteln oder wenigstens nie auf eines dieser Individuen herabstoßen, sondern nur auf die Arbeiterinnen. Diese fliehen, sobald sie die Fliege über sich bemerken, ängstlich weiter oder halten plötzlich im Laufe inne, um sich zur zu Wehr setzen, wie ich unten beschreiben werde.

An erster Stelle wird *Pseudacteon* bei der Jagd auf die Ameisen vom Geruchssinn geleitet, erst in nächster Nähe vom Gesichtssinn. Daß die Fliegen in so großer Zahl über dem weißen Tuche sich einstellten, auf dem die Ameisen umherliefen, und zwar gewöhnlich erst mehrere Minuten, nachdem ich die Ameisen auf das Tuch geschüttet hatte, ist ohne Zweifel nicht ihrem Gesichtssinn, sondern ihrem Geruchssinn zuzuschreiben. Sie flogen und rüttelten nicht selten auch über solchen Stellen des Tuches, wo augenblicklich gar keine Ameisen sich befanden, aber kurz vorher darübergelaufen waren. Sie flogen und rüttelten auch über meinen Händen, die stark nach der Ameisensäure von *L. niger* rochen, wenn auch eben keine Ameisen mehr auf den Händen waren; ebenso schwebten sie auch über meinen Ärmeln und über der Vorderseite des Rockes, während ich vor dem Neste kniete, unabhängig davon, ob gerade Ameisen dort liefen oder sich festgebissen hatten oder nicht. Ja sogar nachdem ich das Nest bereits verlassen hatte, begleiteten mich meist noch einige der Phoriden, fortwährend über

den Rockärmeln oder der Brustseite des Rockes schwebend, weil dieselben noch stark nach den Ameisen rochen.

Obwohl nun *Pseudacteon* hauptsächlich und aus der Ferne durch den Geruchssinn ihre Beute, *Lasius niger*, wittert, tritt doch in nächster Nähe auch eine Beteiligung des Gesichtssinnes ihrer sehr großen, die ganzen Kopfseiten einnehmenden Netzaugen klar zutage. Dies konnte ich mit Sicherheit bei meinen Beobachtungen feststellen. Wenn die kleine Fliege über dem Tuche umherflog, machte sie oft plötzlich über einer Arbeiterin halt, die in einer Entfernung von 2—3 cm unter ihr herlief. Nachdem sie eine Sekunde lang in schwebender (rüttelnder) Stellung verharrt, folgte sie blitzschnell der davonlaufenden Ameise, um auf sie herabzustoßen; oft wurde eine bestimmte Arbeiterin mehrere Sekunden lang auf diese Weise von einer Fliege verfolgt, die stets von hinten ihr beizukommen suchte: wenn die Ameise eine Wendung machte, drehte sich auch die Phoride in der Luft um, so daß sie wieder über dem Hinterleib der Ameise sich befand und zwar in derselben Richtung wie diese, den Kopf nach vorne gewandt; plötzlich stieß sie dann auf den Hinterleib der Ameise nieder, blieb eine oder höchstens zwei bis drei Sekunden auf demselben sitzen und flog davon, um ihre Jagd bei einer anderen Arbeiterin fortzusetzen. Auf eine tote oder verwundete Arbeiterin, die sich nicht mehr normal bewegen konnte, sah ich die Fliege niemals sich setzen, obwohl es ihr hier viel leichter gewesen wäre. Sie schwebte einen Augenblick über ihr, näherte sich ihr dabei auch manchmal bis zur Berührung, ließ sich aber nicht auf sie nieder, sondern flog weiter. Daß die Phoride ihre Beute sieht und durch den Gesichtssinn beim Angriffe geleitet wird, ist mir nach diesen Beobachtungen zweifellos.

Aber auch die Ameise sieht ihre Verfolgerin trotz deren Kleinheit, jedoch nur aus nächster Nähe, in einer Entfernung von 1 bis 2 cm. Dies geht aus den Flucht- und Abwehrbewegungen der Ameise unzweideutig hervor. Meist sucht die Arbeiterin, über der die Phoride rüttelnd schwebt, eiligen Laufes zu entkommen, und zwar oft mit einer plötzlichen Wendung ihrer bisherigen Bewegungsrichtung. Wenn die Fliege ihr jedoch hartnäckig folgt, so hält sie manchmal plötzlich im Laufe inne und setzt sich zur Wehr. Unbeweglich, mit hocherhobenem Kopfe und emporgestreckten Fühlern öffnet sie dann ihre Kiefer, um nach der Fliege, die über ihr schwebt, zu schnappen; der Hinterleib der Ameise bleibt dabei fest auf den Boden angedrückt, nur der Vorderkörper wird erhoben. Natürlich gelingt es der Ameise nie, ihren Feind mit den Kiefern zu packen, zumal er sich über ihrem Hinterleibe hält; aber die Fliege läßt sich durch jene drohende Abwehrstellung doch oft verscheuchen und sucht sich ein anderes Opfer.

Was in den paar Sekunden, während welcher eine dieser parasitischen Fliegen sich auf dem Hinterleib einer Arbeiterin von *Lasius niger* erfolgreich niedergelassen hat, vor sich geht, kann man natürlich unter der Lupe nicht beobachten, da unterdessen die Fliege schon abgeflogen ist; eine doppelte Brille, die ich aufgesetzt hatte, gab nicht genügende Vergrößerung. Da die Fliege sich jedoch stets mitten auf den Hinterleib der Ameise, den Kopf nach vorne gewendet, setzte, ist nach diesen Beobachtungen in freier Natur anzunehmen, daß sie blitzschnell mit ihrer Legeröhre eines oder mehrere Eier zwischen den ersten und zweiten oder den zweiten und dritten freien dorsalen Hinterleibsring der Ameise einschiebt. Dies bleibt allerdings für den Beobachter nur Vermutung. Daß jedoch *Pseudacteon* nicht nach Art der Raupenfliegen (Tachinen) ihr Ei bloß äußerlich an die Haut des Wirtes heftet, geht schon aus der stets vorragenden, bogenförmig nach unten gekrümmten, sehr fein zugespitzten Legeröhre dieser Phoride hervor (siehe Taf. Fig. 1 u. 2). Auch konnte ich niemals an einer Arbeiterin von *Lasius niger* ein äußerlich angeheftetes Ei unter dem Mikroskope finden.

3. Über die Wirte von *Pseudacteon*.

Da Donisthorpe (1909—1914) angibt, die *Phora formicarum* nicht bloß bei *Lasius niger*, sondern auch bei *Lasius flavus*, *umbratus* und *fuliginosus*, ja auch bei *Formica sanguinea*, *Tapinoma erraticum* und *Myrmica lobicornis*, also bei Arten aus drei verschiedenen Unterfamilien der Formiciden gesehen zu haben, könnte es scheinen, als ob diese Phoride unterschiedslos eine große Zahl verschiedener Ameisenarten heimsuche. Nach meinen Beobachtungen muß ich dies jedoch bezweifeln, und nur *Lasius niger* als ihren normalen Wirt ansehen.

Weil *L. niger* ungemein häufig ist und fast überall seine Nester hat, sehr oft auch in der Nähe von Nestern anderer Ameisenarten, ist ja von vorneherein zu erwarten, daß jene so häufige Phoride, die sich außerhalb der Ameisennester aufhält und nur ihre Entwicklung in den Arbeiterinnen durchmacht, in der Nähe der Nester verschiedener Ameisen sich zeigen werde, auch wenn sie zu diesen keine normalen Beziehungen hat. Donisthorpe gibt leider nicht an, in welcher relativen Individuenzahl ihm *Pseudacteon* bei den von ihm genannten Ameisenarten begegnete, und doch erscheint gerade dies von entscheidender Bedeutung. Um Klarheit über diese Frage zu erlangen, wählte ich im Juli 1917 einige *Lasius flavus*-Nester aus, die auf demselben Gebiete in unserem Garten lagen, aber 10 bezw. 15 m von den obenerwähnten *Lasius niger*-Nestern entfernt. Zwei andere Nester von *Lasius niger* lagen nur 4 bezw. 7 m von den beiden *flavus*-

Nestern ab; diese beiden *niger*-Nester hatte ich wegen ihrer größeren Nähe bei den *flavus*-Nestern absichtlich ungestört gelassen. Bei der folgenden Untersuchung ist zu berücksichtigen, daß *Lasius flavus* sehr nahe verwandt ist mit *Lasius niger*, und daß daher der spezifische Geruch dieser Ameise für die Phoride ähnlich sein muß mit demjenigen von *Lasius niger*. Ferner ist zu bemerken, daß die ausgewählten *flavus*-Nester sehr volkreich waren, noch bedeutend volkreicher als die *niger*-Nester, an denen *Pseudacteon* so massenhaft zu beobachten war. In der Annahme, daß *Pseudacteon formicarum* für *Lasius niger* und *flavus* dieselbe Vorliebe hat, mußte daher bei meiner Untersuchung der *flavus*-Nester, die an denselben Tagen angestellt wurde wie jene der *niger*-Nester, eine relativ ebensogroße oder noch größere Zahl der Phoride sich zeigen. Aber das Gegenteil war der Fall. Über dem weißen Tuche, auf dem viele Hunderte der gelben Ameisen umherliefen, erschienen während einer Viertelstunde bei dem einen *flavus*-Neste nur 3, bei dem anderen 5 Exemplare der Phoride — gegen 30 bezw. 50 bei den betreffenden *niger*-Nestern. Auch zeigten die Phoriden eine viel geringere Angriffslust gegenüber den *Lasius flavus* als gegenüber den *Lasius niger*. Von den drei, die ich bei dem einen *flavus*-Neste sah, versuchte nur eine, auf eine Arbeiterin herabzustoßen, von den fünf beim anderen Neste keine; sie flogen vielmehr oberflächlich über den Ameisen umher, ohne zu finden, was sie suchten. Das Bild der ungestümen Jagd des kleinen Parasiten auf die Ameisen, das bei *Lasius niger* zu sehen war, fehlte hier fast ganz. Daher betrachte ich bis auf weiteres nur *Lasius niger* als normalen Wirt von *Pseudacteon formicarum*.

Bei *Lasius fuliginosus* konnte ich *Pseudacteon* überhaupt niemals zu Gesicht bekommen, obwohl ich 1917 und 1918 vier, an verschiedenen Stellen der Umgegend von Valkenburg gelegene, sehr volkreiche Nester dieser Ameise häufig besuchte und stundenlang beim Durchsieben der Erde des Nestes auf einem weißen Tuche die auf demselben umherlaufenden Ameisen beobachtete, während ich die Gäste fing; keine über den Arbeiterinnen schwebende kleine Phoride erschien. Nester von *Lasius niger* befanden sich nicht in der Nähe, und deshalb zeigten sich wohl bei *Lasius fuliginosus* hier keine dieser Phoriden. Nach meinen Beobachtungen kommt *Lasius fuliginosus* als Wirt von *Pseudacteon formicarum* jedenfalls nicht in Betracht, wenigstens nicht in hiesiger Gegend.

Wenn schon die anderen *Lasius*-Arten, die doch mit *Lasius niger* näher verwandt sind, nicht zu den normalen Wirten dieses *Pseudacteon* gehören, so gilt dies in noch höherem Grade von *Formica*, *Tapinoma* und *Myrmica*. Bezüglich unserer *Formica*-Arten, die bedeutend größer sind als *Lasius niger*, möchte ich noch folgendes bemerken. Wenn die Phoride mittelst ihrer gekrümmten,

spitzen Legeröhre ihre Eier zwischen die dorsalen Hinterleibsringe der Ameise schiebt, muß offenbar ein bestimmtes Verhältnis zwischen der Länge dieser Legeröhre und der Größe der Ameise bestehen, und dieses Verhältnis muß *Lasius niger* angepaßt sein, da die Arbeiterinnen dieser Art die normalen Wirte von *Pseudacteon formicarum* sind. Es ist daher von vorneherein unwahrscheinlich, daß dieselbe Phoride auch Ameisen von mehr als doppelter Körpergröße des *Lasius niger*, wie *Formica sanguinea*, zu Wirten hat, da ihre Legeröhre zu kurz ist, um die Eier zwischen den übereinandergreifenden Segmenträndern bis in die Unterhautgewebe der Ameise zu schieben. Als normaler Parasit von *Formica sanguinea* oder *rufa* könnte meines Erachtens nur ein *Pseudacteon* von mindestens der doppelten Körpergröße des *formicarum* Verr. in Frage kommen. Bisher ist keine derartige *Pseudacteon*-Art in der europäischen Fauna bekannt. Am 7. August 1917 beobachtete ich allerdings bei einem Neste von *Lasius niger* zwischen den kleinen *Pseudacteon formicarum* plötzlich ein doppelt so großes Exemplar, das genau dieselbe Flugweise hatte, aber leider wieder verschwand, bevor ich es fangen konnte. Da in einer Entfernung von ungefähr 80 m von diesen *Lasius niger*-Nestern ein *rufa*-Haufen sich befindet, nahm ich an, dieses vereinzelte große *Pseudacteon* könnte zufällig von dort herübergekommen sein. Aber all mein Suchen war bisher vergeblich, obwohl ich im Sommer 1917 und im Frühjahr 1918 sowohl die in jenes *rufa*-Nest mündenden Ameisenstraßen, auf denen die beladen heimkehrenden Arbeiterinnen ein günstiges Angriffsobjekt für die Phoride boten, als auch die Oberfläche des Haufens und die neben demselben auf ein weißes Tuch gesiebten Ameisen sorgfältig beobachtete.

P. Hermann Schmitz teilt mir mit, daß auch *Plastophora solenopsidis* und *Wasmanni* H. Schmitz, die er 1914 (S. 528 ff.) aus meiner Myrmecophilensammlung beschrieb, zur Gattung *Pseudacteon* Coq. zu stellen sind. Sie leben parasitisch bei *Solenopsis geminata* F. subsp. *saevissima* Sm. in Südbrasilien. Aus den Beobachtungen, welche P. Ambros Schupp S.J. am 5. Juni 1892 aus Porto Alegre (Rio Gr. d. Sul) mir brieflich mitteilte, geht hervor, daß *Pseudacteon Wasmanni* in ähnlicher Weise auf *Solenopsis saevissima* Jagd macht wie unser *Ps. formicarum* auf *Lasius niger*. Die Phoride flog zahlreich über einem Zuge jener *Solenopsis*, welcher bei Estrella mit Beute (wahrscheinlich Stücken getöteter Insekten) beladen einhermarschierte. Sie umschwirrte dabei jedoch nur die bepackt daherkommenden Ameisen, die unbepackten ließ sie alsbald in Ruhe. Die Ameisen zeigten sich durch die Annäherung der Fliege in hohem Grade beunruhigt, liefen eilig davon oder bogen auch seitwärts von ihrer Straße ab, um den kleinen Verfolgern zu entgehen; einige versuchten auch, die Fliege durch Abwehrbewegungen des Hinter-

leibes zu verscheuchen. Ob es die Phoride dabei auf die Beutestücke der Ameisen abgesehen hatte — wie P. Schupp vermutete — oder auf die Ameisen selber, da die bepackten Individuen ihr weniger leicht entgehen konnten, bleibt noch dahingestellt.

Es sei noch bemerkt, daß auf dem weissen Tuche, das ich zum Fang von *Pseudacteon formicarum* neben den erwähnten *Lasius niger*-Nestern ausbreitete, im Juli und August 1917 auch eine große Zahl von Weibchen einer kleinen, sehr zart gebauten Sciarine angeflogen kam und von mir in Menge gefangen wurde. Diese Sciarine setzte sich jedoch nur auf das mit den Ameisen bedeckte Tuch, ohne über denselben zu schweben oder auf sie herabzustoßen, wie *Pseudacteon* es tut, hat also eine von letzterem abweichende Lebensweise. Wie mein Kollege P. Herm. Schmitz, dem ich sie übersandte, mir mitteilt, handelt es sich um eine neue Gattung und Art der Sciarinen, die er als *Hyperlasion Wasmanni* soeben beschrieben hat (Tijdschr. v. Entomol. 1918). Die Gattung hat in beiden Geschlechtern nur eingliedrige Palpen (P. Schmitz).

4. Zur Morphologie von *Pseudacteon*.

(Hierzu die Tafel S. 326).

Es ist nicht meine Absicht, die Morphologie dieser parasitischen Phoride hier eingehend zu behandeln. Es sollen nur, auf Grund der Präparate und Schnittserien, einige Punkte erwähnt werden, die für das Verständnis ihrer Lebensweise und Fortpflanzung von Bedeutung sind.

Die Körperform und Flügeladerung zeigt Fig. 1 (22 : 1) an einem ungefärbten, frisch gefangenen Exemplar (Individ. Nr. 2). Dasselbe maß, einschließlich der Legeröhre, 1,35 mm; andere ♀♀ maßen 1,17— 1,4 (mit Objektmikrom. gemessen). In Fig. 1 fällt der stark verdickte, kugelförmig geschwollene Hinterleib des reifen ♀ sofort auf. Die Gestalt der sehr spitzen, gekrümmten, stets mehr oder weniger weit vorragenden Legeröhre zeigt Fig. 2 (100 : 1, Canadabalsampräparat, Eosinfärbung).

Bei Färbung eines ♀ in toto mit Haemalaun oder Eosin sieht man im Hinterleib drei große kugelförmige Gebilde durchscheinen, die wie riesige Eier aussehen; vgl. Fig. 3 (70 : 1, Eosinfärbung, Canadabalsampräparat, Seitenansicht). Die auf der Photographie mit den Ziffern 1 u. 2 bezeichneten Kugeln sind die reifen Ovarien, die ursprünglich nebeneinander in einer Horizontalebene liegen, bei stärkerer Schwellung aber oft fast übereinander zu liegen kommen; hierauf beruht es, daß bei den reifen ♀♀ mehr die Höhe als die Breite des Hinterleibes auffällt, indem die Ventralseite sich stark halbkugelförmig vorwölbt. Das mit Ziffer 3 in Fig. 3 bezeichnete dritte kugelförmige Gebilde ist die Basalkapsel der Legeröhre. Die

Fig. 1.

Fig. 2.

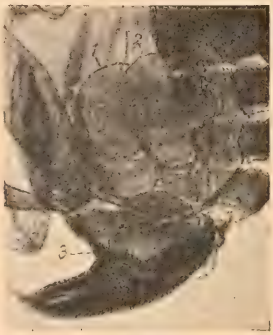


Fig. 3.

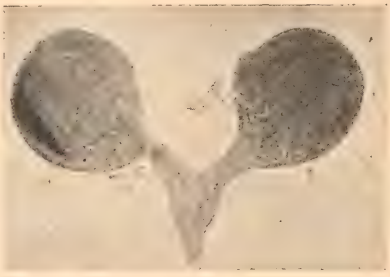


Fig. 4.

Fig. 7.

Fig. 5.

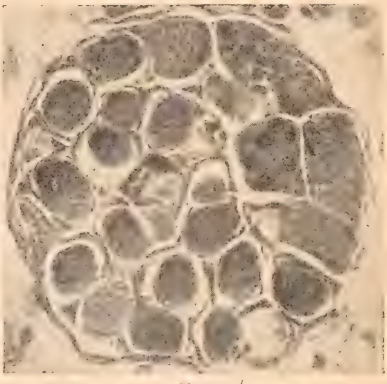


Fig. 6.

Fig. 8.

Die nähere Erklärung siehe S. 328.

sehr feine und dichte ringförmige Streifung dieser Kapsel zeigt sich schon in Fig. 2.

Präpariert man die Eierstöcke aus dem Hinterleib heraus, so erhält man das Bild der Fig. 4 (105 : 1, Eosinfärbung), das die beiden Ovarien mit dem Uterus zeigt (Individuum Nr. 7). Der Querdurchmesser jedes Ovariums in Fig. 4 betrug 210—216 μ (mit Ocularmicrom. gemessen). Die feine Längsrunzelung der Ovarien deutet den Verlauf der zahlreichen Eiröhren an, die wegen der Dicke des äußeren Follikelepithels nur in Zupf- oder Schnittpräparaten einzeln sichtbar werden und untereinander durch Follikelepithel verbunden sind (vgl. die Fig.[6])[3]).

Ein aus einem Zupfpräparate isoliertes reifes Ei zeigt Fig. 5 (700 : 1, Zeiß Apoch. 2,0, Haemalaunfärbung). Die Gestalt desselben ist stumpfsichelförmig und etwas plattgedrückt, an einen Ookineten von *Plasmodium* erinnernd; die Länge desselben beträgt (mit Ocularmicrom. gemessen) 64,8 μ, die Breite 16,9 μ.

Einen medianen Querschnitt durch ein Ovarium eines ♀ (Individ. Nr. 16) zeigt Fig. 6 (300 : 1, Haemalaun-Eosinfärbung). Die Zahl der Eiröhren beträgt in demselben circa 25, auf den Querschnitten eines Ovariums von Individ. Nr. 15 dagegen 35. In den meisten Eischnitten zeigt sich nur feinkörniges Dottermaterial; in einigen derselben sind jedoch Follikel getroffen, in denen eine Differenzierung zwischen Ei- und Nährzellen stattfindet (meroistischer Typus).

Die eigentümliche Basalkapsel der Legeröhre (Fig. 2, 7, 8) scheint eine besondere Bedeutung für das Fortpflanzungsgeschäft zu haben. Da diese parasitische Phoride nach den Beobachtungen in freier Natur nur für eine oder zwei bis drei Sekunden auf den Hinterleib einer Arbeiterin von *Lasius niger* sich niederläßt, müssen während dieser Zeit durch die Legeröhre, die zwischen die Ränder der ersten Dorsalsegmente der Ameise eingeschoben wird (s. oben S. 322), äußerst rasch und kräftig einige Eier dem Wirtstiere gleichsam eingespritzt werden. Hiermit hängt wohl der Bau der Basalkapsel der Legeröhre zusammen. In ihrem oberen (proximalen) Teil zeigt sie eine ringförmige, äusserst feine Streifung (Fig. 2). Einen Längsschnitt durch diese Region gibt Fig. 7 wieder (250 : 1, Eosinfärbung); hier sind keine quergestreiften Muskeln sichtbar, sondern nur ein dichtes, ringförmig verlaufendes System von äußerst dünnen eosinophilen Chitinspangen des Kapselgerüstes. Im unteren (distalen) Teile dagegen, welcher den Eingang zur Legeröhre um-

3) Ovarien von ähnlicher Kugelform, aber von anderer Struktur, hat Leon Dufour 1850 (Recherch. anatomiques sur les Diptères Taf. VI, Fig. 64) für *Bombylius* abgebildet. P. Herm. Schmitz teilt mir mit, daß kugelförmige Ovarien bei Phoriden ihm unbekannt seien.

schließt, sind, wie Fig. 8 zeigt, sehr mächtige Bündel quergestreifter Muskeln gelagert, welche eine kräftige Zusammenziehung der Basis der Legeröhre und dadurch ein Durchpressen der Eier durch diese ermöglichen. Im Lumen der Legeröhre oberhalb dieser Stelle zeigt sich auf den Schnitten derselben Serie eine Gruppe von zwei reifen Eiern. Es gelang mir allerdings bisher nicht, auf Schnitten des Hinterleibes einer Arbeiterin von *Lasius niger*, auf den ein *Pseudacteon* herabgestoßen war, solche Eier mikroskopisch nachzuweisen; aber es ist eben fraglich, ob die Phoride auf diesem Individuum tatsächlich zur Eiablage gelangt war. Da sie auf die Mittellinie des Hinterleibes ihres Opfers sich zu setzen pflegt, vermute ich, daß die Eier in das Vas dorsale eingespritzt und von dort durch die Blutflüssigkeit im Körper verbreitet werden. Hoffentlich gelingt es weiteren Forschungen, darüber Klarheit zu bringen. Wenn diese Auffassung sich bestätigt, so würde die Ähnlichkeit der äußeren Form der Eier von *Pseudacteon* (Fig. 5) mit den Ookineten von Hämosporidien auch ihr physiologisches Seitenstück erhalten.

Verzeichnis der Figuren.

Fig. 1. *Pseudacteon formicarum* Verr. ♀ (22 : 1) (Aufnahme in feuchter Kammer, Leitz, Microsummar 24 mm).
Fig. 2. Legeröhre (100 : 1) (Eosinfärbung, Canadabalsam, Zeiß D, Projectionsoc. 2[3]).
Fig 3. Seitenansicht des Hinterleibes (70 : 1) (Eosinfärbung, Canadabalsam, Zeiß AA, Compensatoc. 4). (Erklärung der Ziffern: 1 und 2 Ovarien, 3 Basalkapsel der Legeröhre.)
Fig. 4. Eierstöcke und Uterus, herauspräpariert (105 : 1) Eosinfärbung, Canadabalsam, Zeiß D, Projectionsocul. 2*).
Fig. 5. Reifes Ei, herauspräpariert (700 : 1) (Haemalaunfärbung, Canadabalsam, Zeiß homog. Immers., Apochrom 2,0, Compensationsoc. 4).
Fig. 6. Medianer Querschnitt durch ein Ovarium (300 : 1) (Haemalaun-Eosinfärbung, Canadabalsam, D, Ocul. 3).
Fig. 7. Schräger Längsschnitt durch den oberen Teil der Basalkapsel der Legeröhre (250 : 1) (Eosinfärbung, Canadabalsam, Zeiß D, Ocul. 3).
Fig. 8. Schräger Längsschnitt durch den unteren Teil derselben Basalkapsel (250 : 1) (wie Fig. 7)

Literatur[4]).

Collin, J. E. 1904. On Phora formicarum Verr. (Proceed. Entomol. Soc. London pt. 1, p. XXI).
Donisthorpe, H. 1909, a) Formica sanguinea at Bewdley, with an account of a slave-raid, and description of two Gynandromorphs etc. (Zoologist, Dec. 1909, p. 463—466) (Phora formicarum p. 466).
1909. b) Myrmecophilous notes for 1909 (Entomologists Record, XXI, Nr. 10 u. 11, XXII. Nr. 1). (Die Beobachtungen über Phora formicarum S. 5 des Separatums.)

4) Nur die bionomische Literatur wird hier erwähnt; die systematische siehe bei H. Schmitz 1913 und 1914. Auf einige dieser Literaturangaben wurde ich durch letzteren aufmerksam gemacht, wofür ich ihm meinen Dank ausspreche.

1912. Myrmecophilous notes for 1911 (Entomologists Record, XXIV, Nr. 1—2) (Phora formicarum p. 36).
1914. Myrmecophilous notes for 1913 (Entomologists Record, XXVI, Nr. 2, p. 37—45) (Phora formicarum p 42).
Lubbock, John (Lord Avebury), 1883. Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Autoris. deutsche Ausgabe, Brockhaus, Leipzig (p. 22 u. 61; Beschreibung der Phora formicarum Verr. p. 370).
Schmitz, Hermann, 1913. Zusammenstellung der bis Ende 1913 beschriebenen myrmecophilen und termitophilen Phoriden (Jaarboek d. Natuur-hist. Genootsch. Limburg) (p. 6—7 Separ. Plastophora formicarum Verr.).
1914. Die myrmecophilen Phoriden der Wasmann'schen Sammlung (Zool. Jahrb. System. XXXVII, 6. Heft, p. 509—566 und Taf. 29 u. 30) (p. 532 u. 557 Plastophora formicarum[5]).
Strobl, Gabriel, 1910. Die Dipteren von Steiermark (Mitteil. Naturw. Ver. Steiermark XLVI, p. 45—293) (p. 125 erste Angabe über Phora formicarum auf dem Kontinent),
Verrall, 1877. (Erste Beschreibung von Phora formicarum) Journ. Linn. Soc. London XIII, p. 258.
Westwood, J. O., 1840. Introduction to the modern classification of Insects, Vol. II, p. 234ff.
Wood, J. H., 1908. On the British Species of Phora. Part 2 (Entomol. Monthl. Mag. (2) XIX) p. 174.

Einige zahlenkritische Bemerkungen zu den Mendelschen Regeln.

Von P. Riebesell, Hamburg.

1. Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Bei der Entdeckung und der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln handelte es sich um die Deutung gewisser Zahlenverhältnisse, in denen bestimmte Eigenschaften von Tieren und Pflanzen bei der Kreuzung auftraten. Zur Erklärung für das Auftreten der meisten beobachteten Zahlenverhältnisse genügten die folgenden 4 Hypothesen: 1. Eindeutige Zuordnung von Erbfaktoren zu den äußeren Merkmalen, 2. Vorhandensein von Faktorenpaaren in den Zygoten, 3. Vollkommene Spaltung der Faktoren bei der Gametenbildung, 4. Anwendbarkeit der einfachsten Regeln der Wahrscheinlichkeitslehre. Später wurden jedoch Zahlenverhältnisse beobachtet, die sich mit den genannten 4 Grundhypothesen nicht mehr erklären ließen. Es soll im folgenden zunächst untersucht werden, ob die Mendelschen Regeln eine notwendige Folge aus den Beobachtungs-

5) Die Angabe p. 532, daß diese Art in der Wasmann'schen Sammlung nicht vertreten sei, ist zu berichtigen. Das oben (S. 318) erwähnte Exemplar von R. Handmann aus Bosnien hatte ich bei der Durchsicht der Sammlung für obige Arbeit von P. Schmitz übersehen und ihm erst später zugesandt.

ergebnissen und den genannten Hypothesen sind, vor allem ob bei der Deutung der beobachteten Zahlenverhältnisse die Regeln beachtet sind, die die Mathematik für die Ableitung von allgemeinen Gesetzen aus Beobachtungen aufgestellt hat. Sodann soll gezeigt werden, daß die zahlreichen Ergänzungshypothesen mit den Grundannahmen nicht mehr in Einklang stehen und eine eindeutige Erklärung der Tatsachen nicht ermöglicht wird.

2. Beobachtete und erwartete Zahlen.

Wenn aus einer vorliegenden Beobachtungsreihe unter Benutzung von Hypothesen ein quantitatives Gesetz abgeleitet wird, ist es unerläßlich, die Genauigkeit anzugeben, mit der das Gesetz die Beobachtungen wiedergibt, um dadurch einen Schluß zu ermöglichen, ob das gewonnene Gesetz den Anforderungen der Fehlertheorie genügt. Die Beobachtungsfehler selbst sollen hierbei unberücksichtigt bleiben und die beobachteten Zahlen als Tatsachen hingenommen werden. Sowohl in den meisten Originalarbeiten[1]) als auch in den Hauptwerken über Vererbungslehre[2]) werden nun Untersuchungen über die Größe der Fehler zwischen den beobachteten und den nach den abgeleiteten Gesetzen erwarteten Zahlen nicht angestellt.

Erst Johannsen und Lang[3]) haben darauf hingewiesen, wie wichtig zahlenkritische Untersuchungen der Ergebnisse sind. Sie haben aber als einziges Kriterium für die Brauchbarkeit der abgeleiteten Formeln den mittleren Fehler benutzt. Inzwischen hat I. A. Harris[4]) darauf aufmerksam gemacht, daß in vielen Fällen dieses Kriterium versagt, und er hat im Anschluß an eine Arbeit von K. Pearson[5]) eine neue Größe eingeführt, mit deren Hilfe die Mendelschen Regeln auf ihre Eignung zur Darstellung der Beobachtungen geprüft werden sollen. Es soll im folgenden untersucht werden, wie weit diese Formeln exakten Anforderungen entsprechen.

---

1) Vgl. z. B. R. C. Punnett, Reduplication Series in Sweet Peas, Journal of Genetics, Vol. III, Nr. 2, 1913. — G. H. Shull, Duplicate genes for capsuleform in Bursa bursa-pastoris. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. XII, Heft 2, 1914.

2) Vgl. z. B. W. Bateson, Mendels Vererbungstheorien. Leipzig 1914.

3) W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1. Aufl., Jena 1909, 2. Aufl., Jena 1913. — A. Lang, Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte, Jena 1914.

4) I. A. Harris, A simple test of the goodness of fit of Mendelian ratios. The American Naturalist, Vol. 46, 1912.

5) K. Pearson, On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. Phil. Magazine, Vol. 50, 1900.

3. Die Binomialformel.

Sind m genotypische Differenzpunkte (Faktorenpaare) vorhanden, so ergeben sich die erwarteten Häufigkeiten in der F_2-Generation aus der Formel:

$$(1) \qquad \left(\frac{1}{4}+\frac{2}{4}+\frac{1}{4}\right)^m.$$

Herrscht bei allen Faktorenpaaren vollkommene Dominanz, so lautet die Formel:

$$(2) \qquad \left(\frac{3}{4}+\frac{1}{4}\right)^m.$$

Für $m = 1$ ergeben sich aus (2) die Werte: 3 : 1,
für $m = 2$: 9 : 3 : 3 : 1,
für $m = 3$: 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1.

Es hat sich nun aber gezeigt, daß in sehr vielen Fällen, soweit ein äußeres Merkmal ins Auge gefaßt wurde, sich nicht die Zahlenverhältnisse 1 : 2 : 1 oder 3 : 1 ergaben, und man stellte die Theorie auf, daß eine Eigenschaft durch mehrere Faktoren bestimmt wird, die unabhängig voneinander spalten. Die Zahlenverhältnisse für $m = 1$, $m = 2$ u. s. w. sollen daher nicht nur für mehrere Merkmalspaare gelten, sondern je nach der Art, wie die Faktoren sich zu einer äußerlich erkennbaren Eigenschaft zusammensetzen, ergeben sich für $m = 2$ und $m = 3$ u. s. w. Zahlen, die sich auch auf ein Merkmal beziehen können,

z. B. für $m = 2$: 9 : 3 : 4, 9 : 6 : 1, 9 : 7, 15 : 1 u. s. w.
und für $m = 3$: 27 : 37, 55 : 9 u. s. w.

4. Die Bestimmung der Faktorenzahl.

Gehen wir zunächst von einem äußeren Merkmal aus und liegt ein beobachtetes Zahlenverhältnis $n_1 : n_2$ vor, so fragt es sich, welcher Mendelsche Bruch ihm entspricht. Läßt man nur die einfachste der vielen Möglichkeiten zu, daß nämlich zwei verschiedene Phänotypen vorhanden sind, von denen der eine durch das Vorhandensein sämtlicher dominanten Faktoren bedingt ist und der andere in allen übrigen Fällen auftritt, so müßte die Gleichung gelten:

$$(3) \qquad \frac{3^m}{4^m - 3^m} = \frac{n_1}{n_2}.$$

Aus dieser Exponentialgleichung ist m auf einfache Weise zu berechnen. Es ergibt sich:

$$(4) \qquad m = \frac{\log n - \log n_1}{\log 4 - \log 3},$$

wo $n_1 + n_2 = n$ gesetzt ist.

Es sind natürlich nur ganzzahlige m zu gebrauchen, und es müßte jedesmal untersucht werden, ob die dem errechneten m be-

nachbarte ganze Zahl für die erwarteten Häufigkeiten Werte ergibt, deren Fehlergrenzen die beobachteten Zahlen umfassen. Daß das im allgemeinen der Fall sein wird, geht aus den folgenden Betrachtungen hervor.

Zunächst soll an einem Beispiel gezeigt werden, daß die Formel (4) bessere Ergebnisse liefert, als die bisher angewandte Methode des Probierens. Es sollen die von Johannsen[6]) gegebenen Zahlen von Miss Saunders genommen werden. Bei der Kreuzung gewisser weißer und cremefarbiger Levkoyenrassen mit ungefärbtem Zellsaft war F_1 saftgefärbt. In F_2 waren auf 223 Individuen 128 saftgefärbt und 95 saftfarblos. Für m ergibt sich nach der obigen Formel:

$$m = \frac{\log 223 - \log 95}{\log 4 - \log 3} = 2{,}996.$$

Die nächste ganze Zahl ist 3, und die erwarteten Häufigkeiten wären 27 : 37. Die Abweichung ist in der Tat denkbar gering, da

$$\frac{95}{223} - \frac{27}{64} = 0{,}004 \text{ ist.}$$

Nun hat Miss Saunders aus biologischen Gründen, wegen des Auftretens des Farbfaktors neben dem Saftfaktor, m = 2 angenommen und demnach als erwartete Zahlen 7 : 9 zugrunde gelegt. In diesem Falle beträgt aber die Abweichung das Dreifache, da

$$\frac{7}{16} - \frac{95}{223} = 0{,}012 \text{ ist.}$$

Die Größe der Abweichung des beobachteten Verhältnisses vom erwarteten könnte in erster Annäherung als Genauigkeitsmaß angesehen werden.

5. Der mittlere Fehler.

Sind e_1 und e_2 die erwarteten Zahlen und ist n die Gesamtzahl der Beobachtungen, so ist der mittlere Fehler f (berechnet pro e) gegeben durch die Formel:

$$f = \sqrt{\frac{e_1 \cdot e_2}{n}}. \tag{5}$$

Ganz abgesehen davon, daß diese Formel, wie in der biologischen Literatur Harris betont hat, nur gilt, wenn n eine große Zahl ist und $\frac{e_1}{e}$ sowie $\frac{e_2}{e}$, $(e = e_1 + e_2)$, nicht weit von $\frac{1}{2}$ abweichen, muß bei der Anwendung der Formel auf das vorliegende Problem noch etwas Grundsätzliches berücksichtigt werden. Die Formel sagt zunächst nur aus, daß bei einer großen Zahl von Be-

6) A. a. O. (2. Aufl.), S. 506, 513.

obachtungen über Ereignisse, denen a priori die Wahrscheinlichkeiten $\frac{e_1}{e}$ bezw. $\frac{e_2}{e}$ zukommen, die mittlere Abweichung von dem wahrscheinlichsten Wert f beträgt. Daraus darf man aber nicht ohne weiteres schließen, daß, wenn bei einem beobachteten Zahlenverhältnis der Fehler unter dem nach Formel (5) berechneten liegt, daraus ein Schluß auf die Richtigkeit der vermuteten Zahlen e_1 und e_2 gezogen werden kann. Es ist ohne Schwierigkeit zu sehen, daß nach den Formeln (3) und (5) für ein gegebenes Verhältnis $n_1 : n_2$ zahlreiche Werte von m, d. h. von e_1 und e_2, zulässig sind. Das ist ohne weiteres aus der im 8. Kapitel abgeleiteten Gleichung (13) ersichtlich.

In dem angezogenen Beispiel ergibt sich für die Annahme 27 : 37 der Fehler $f = 2,12$. Rechnen wir die von Miss Saunders gefundenen Werte auf die Kombinationszahl $e = 4^3 = 64$ um, so ergibt sich das Verhältnis 27,26 : 36,74 = (27 + 0,26) : (37 — 0,26). Die Abweichungen liegen also weit unter dem mittleren Fehler. Für die Annahme 7 : 9 ergibt sich für f der Wert 0,53; und die beobachteten Zahlen lauten, wenn sie auf $4^2 = 16$ umgerechnet werden, 6,82 : 9,18 = (7 — 0,18) : (9 + 0,18). Auch hier bleiben daher, wenn auch nicht so weit wie vorher, die Fehler unterhalb des mittleren Wertes.

In zweiter Annäherung könnte das Verhältnis der beobachteten Abweichung zur mittleren Abweichung als Genauigkeitsmaß dienen.

Wie das Beispiel zeigt, sind also nach dem Kriterium des mittleren Fehlers allein beide Annahmen zulässig, und wenn auch diejenige mit 2 Faktorenpaaren die einfachere ist, so gibt diejenige mit 3 Faktoren die Möglichkeit, auf mehrfache Weise das Zustandekommen der äußeren Merkmale aus dem Genotypus zu erklären, da sie ja außer dem Verhältnis 27 : 37 z. B. noch die Möglichkeit 28 : 36 zuläßt, abgesehen davon, daß sie für den ersten Fall die geringsten Fehler liefert.

Die Ursache für die an dem Beispiel erläuterte Eigentümlichkeit ist darin zu sehen, daß die verschiedenen auf Grund der Binomialformel (2) sich ergebenden Mendelschen Brüche so nahe beieinander liegen, daß der Fehlerbereich des einen den andern mit umfaßt. Nehmen wir z. B. wieder die Verhältnisse 7 : 9 und 27 : 37 und fragen, ob der zweite Wert innerhalb des mittleren Fehlers des ersten liegen kann. Es muß dann sein:

$$\left|\frac{37}{64}\cdot 16 - 9\right| < \sqrt{\frac{9\cdot 7}{n}}.$$

Daraus ergibt sich:

$$n < 31,$$

d. h. so lange die Versuchszahl unter 31 bleibt, ist zwischen den

beiden Möglichkeiten nicht zu unterscheiden. Daß dann Zahlenwerte, die zwischen den beiden Verhältnissen liegen, noch für eine größere Anzahl von Beobachtungen innerhalb der Fehlergrenze liegen können, versteht sich von selbst. Noch auffälliger wird dies, wenn wir zu größeren Werten von e_1 und e_2 übergehen. Kehren wir das obige Beispiel um und fragen, wie lange der Wert 7 : 9 innerhalb der mittleren Fehlergrenze von 27 : 37 bleibt, so ergibt sich:

$$\left|\frac{9}{16}\cdot 64 - 37\right| < \sqrt{\frac{37\cdot 27}{n}},$$

d. h. $n < 999$.

6. Die exakte Bestimmung des geeignetsten Mendelschen Bruches.

Soll ich zu einem gegebenen Zahlenverhältnis den geeignetsten Mendelschen Bruch suchen, und lasse ich zunächst alle biologischen Gesichtspunkte außer Acht, so ist vom rein mathematischen Standpunkt aus folgendermaßen zu verfahren: Es ist die Wahrscheinlichkeit zu bestimmen, mit der sich das beobachtete Verhältnis unter Zugrundelegung des erwarteten Gesetzes als Versuchsergebnis nach der Fehlertheorie ergeben würde. Es sind hierbei drei Wege gangbar.

a) Zunächst kann das sogenannte Hauptproblem der aposteriorischen Wahrscheinlichkeitsrechnung benutzt werden[7]).

Hat sich aus n Beobachtungen das Zahlenverhältnis $n_1 : n_2$ ergeben, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß sich in $e = e_1 + e_2$ weiteren Versuchen das Verhältnis $e_1 : e_2$ ergibt, durch folgenden Wert gegeben:

$$W = \frac{e!\,(n_1 + e_1)!\,(n_2 + e_2)!\,(n+1)!}{e_1!\,e_2!\,(n+e+1)!\,n_1!\,n_2!}. \tag{6}$$

Die aposteriorische Wahrscheinlichkeit des Ereignisses selbst wird:

$$W_1 = \frac{n_1 + 1}{n + 2}, \tag{7}$$

ihr Unterschied von der wahrscheinlichsten Hypothese $\frac{n_1}{n}$ ist also

$$\frac{n_1}{n} - \frac{n_1 + 1}{n+2} = \frac{2\,n_1 - n}{n\,(n+2)}. \tag{8}$$

Wenden wir diese Formeln auf unser Beispiel an, so ergibt sich mit Hilfe der Stirlingschen Formel aus (6) für die Annahme 7 : 9 (für $e = 64$ berechnet)

$$W = 0{,}088$$

und für die Annahme 27 : 37

$$W = 0{,}089.$$

7) Vgl. z. B. E. Czuber, Wahrscheinlichkeitsrechnung, 3. Aufl., Leipzig 1914, Bd. I, S. 219.

Wir sehen also auch hier wieder, daß die letztere Annahme die größere Wahrscheinlichkeit hat, während nicht ohne weiteres in allen Fällen der kleineren Abweichung auch die größere Wahrscheinlichkeit zukommt. Gleichzeitig aber bemerken wir, wie außerordentlich klein die Wahrscheinlichkeiten, daß ich mit der Binomialformel das wahre Zahlenverhältnis dargestellt habe, überhaupt sind. Das liegt natürlich daran, daß das geprüfte Material der Zahl nach viel zu gering ist, um sichere Schlüsse zuzulassen.

b) Eine zweite Methode, die nach der Binonialformel erhaltenen Werte auf ihren Genauigkeitsgrad zu prüfen, besteht in der Anwendung des Bernoullischen Theorems.

Liegen dem Vorgang die Wahrscheinlichkeiten $w_1 = \frac{e_1}{e}$ bezw. $w_2 = \frac{e_2}{e}$ zugrunde, so verteilen sich die bei verschiedenen Versuchen zu erwartenden Häufigkeiten n_1 nach dem Gauß'schen Verteilungsgesetz

$$H = \frac{1}{\sqrt{2\pi n w_1 w_2}} \cdot \varepsilon^{\frac{-y^2}{2 n w_1 w_2}}, \tag{9}$$

wo ε die Basis des natürlichen Logarithmensystems ist und y die Abweichung vom wahrscheinlichsten Wert $w_1 \cdot n - n_1$ bedeutet.

Da der wahrscheinlichste Wert ($y = 0$) mit der Wahrscheinlichkeit

$$H_1 = \frac{1}{\sqrt{2\pi n w_1 w_2}} \tag{10}$$

auftritt, kann

$$G_1 = \frac{H}{H_1} = \varepsilon^{\frac{-y^2}{2 n w_1 w_2}} \tag{11}$$

als Maß der Genauigkeit für das errechnete Verhältnis $e_1 : e_2$ dienen.

Für die in (11) auftretende Exponentialfunktion finden sich in allen größeren Lehrbüchern über Wahrscheinlichkeitsrechnung oder über Variationsstatistik Tabellen, mit denen in einfacher Weise die Werte von G_1 zu berechnen sind. Für die Annahme 7 : 9 ergibt sich für das beobachtete Verhältnis 95 : 128 die Wahrscheinlichkeit 0,051, während bei der Annahme 27 : 37 das beobachtete Ergebnis mit der Wahrscheinlichkeit 0,054 zu erwarten ist. Die kleine Differenz ist von großer Bedeutung, da die Wahrscheinlichkeit für die wahrscheinlichste Annahme selbst nur unwesentlich größer als 0,054 ist. Für den zweiten Fall ergibt sich also $G_1 = 1$, während im ersteren Fall $G_1 = 0{,}94$ ist.

c) Das hier aufgestellte Genauigkeitsmaß unterscheidet sich von dem von Harris vorgeschlagenen dadurch, daß durch das letztere

die Wahrscheinlichkeit dafür angegeben wird, daß eine Beobachtung als ein ganz beliebiges Versuchsergebnis aus einer Reihe von Ereignissen, die einem Gesetz gehorchen, angesehen werden kann. Das Kriterium dafür ist zwar von Pearson auf verschiedene Beispiele angewandt und auf ein System von Beobachtungen ausgedehnt, aber es ist nicht, wie Harris angibt, von Pearson zuerst aufgestellt, sondern in der Wahrscheinlichkeitsrechnung bereits durch das Bernoullische Theorem gelöst worden. Letzteres läßt sich nämlich folgendermaßen formulieren:

Sind n Versuche gemacht, so ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Häufigkeit des einen Ereignisses (n_1) ebenso weit oder weiter von der wahrscheinlichsten Zahl $\frac{e_1}{e} \cdot n$ abweicht als die beobachtete Zahl n_1, gegeben durch den Ausdruck:

$$(12) \qquad G_2 = 1 - \left(\frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^{\gamma} \varepsilon^{-t^2} \, dt + \frac{\varepsilon^{-\gamma^2} \cdot e}{\sqrt{2 n e_1 e_2}} \right),$$

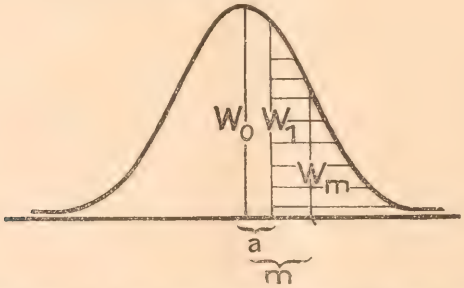
$$\text{wo } \gamma = \frac{y \cdot e}{\sqrt{2 n e_1 e_2}} \text{ ist.}$$

Sowohl für das Integral wie auch für die Exponentialfunktion sind ausführliche Tafelwerke vorhanden.

Für unser Beispiel ergibt sich bei der Annahme 7 : 9 der Wert $G_2 = 0{,}68$ und bei 27 : 37 der Wert $G_2 = 0{,}85$.

7. Kritik der Genauigkeitskriterien.

Alle Kriterien sind unter der Voraussetzung abgeleitet, daß den Ergebnissen feste Wahrscheinlichkeiten zugrunde liegen, d. h. daß die Abweichungen bei großer Versuchszahl sich nach der normalen Gauß'schen Verteilungskurve ordnen. Diese sei in der nebenstehenden Abbildung veranschaulicht.



Dann ist das im 4. Kapitel abgeleitete Kriterium durch die Abweichung a gegeben, die angibt, um wieviel die beobachtete Häufigkeit von der wahrscheinlichsten abweicht. Das im 5. Kapitel aufgestellte Genauigkeitsmaß wird dargestellt durch das Verhältnis a : m, wo m den mittleren Fehler bedeutet. Im 6. Kapitel ist durch (9)

die Größe W_1 gegeben, die die Wahrscheinlichkeit, mit der das beobachtete Verhältnis aus der zu W_0 gehörigen Variationskurve sich ergibt, darstellt. Durch (11) ist das Verhältnis $W_1 : W_0$ gegeben. (12) liefert schließlich das Verhältnis der schraffierten Fläche zur halben Gesamtfläche. Aus den Lehren der Variationsstatistik folgt ohne weiteres, daß nur die im 6. Kapitel abgeleiteten Kriterien Ansprüche auf Exaktheit machen können. Von ihnen steht das Harrissche an erster Stelle. Es ist aber zu betonen, daß die Herleitung der Formel (12) nur unter zahlreichen für das Bernoullische Theorem geltenden vereinfachenden Annahmen möglich ist. Außerdem sagt sie nur aus, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, daß bei einem beliebigen Versuch die Abweichung ebenso groß oder größer ist als die beobachtete. Daß diese Wahrscheinlichkeit ein Maß dafür ist, daß ein beobachtetes Verhältnis aus einer bestimmten Reihe von erwarteten stammt, ist nicht ohne Weiteres erwiesen, sondern kann nur als eine Definition von Pearson-Harris bezeichnet werden. Über die Wahrscheinlichkeit mit der gerade die beobachtete Abweichung selbst zu erwarten ist, sagt sie nichts aus. Es muß daher das Kriterium (9) bezw. (11) hinzugenommen werden, das eine Vereinfachung des exakt gültigen Genauigkeitsmaßes (6) darstellt. (9) teilt mit (12) den Vorteil, daß es nicht nur auf das Verhältnis von zwei Zahlen anwendbar ist, sondern das gesamte Beobachtungsergebnis auf einmal zu prüfen gestattet.

Alle Genauigkeitsmaße setzen uns in den Stand, verschiedene Annahmen auf ihren Wahrscheinlichkeitsgrad zu prüfen, sie gestatten aber nicht zu entscheiden, ob eine Annahme die allein richtige ist. Das Versuchsergebnis, und sei es noch so groß, ist immer nur als ein Versuch anzusehen, und vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeitstheorie aus ist es ganz unzulässig, daraus sichere Schlüsse zu ziehen. Erst zahlreichere Versuchsergebnisse von gleicher Individuenzahl könnten über die wahre Gestalt der Verteilungskurve Aufschluß geben. Ergibt sich eine schiefe Kurve — und die Zusatzhypothesen der neueren Vererbungslehre über die Koppelung der Faktoren setzen diese Annahme geradezu voraus —, so sind alle Kriterien ungültig.

Vom mathematischen Standpunkt aus ganz unzulässige Schlüsse finden sich in der Literatur in großer Zahl. Hier seien nur einige aufgeführt. So wird bei Bateson (a. a. O. S. 134) aus dem beobachteten Verhältnis 70 : 21 : 36 auf 9 : 3 : 4 geschlossen ($m = 2$), während das Verhältnis 141 : 42 : 73, welches sich für $m = 3$ ergeben kann, eine viel bessere Übereinstimmung von erwarteten und beobachteten Zahlen ergibt. An einer andern Stelle (S. 151) wird aus 627 : 27 : 17 : 214 auf 637 : 27 : 27 : 194 geschlossen. Ferner einige Beispiele bei Lang (a. a. O.):

S. 507: Aus 33 : 10 : 8 : 2 : 12 wird gefolgert 27 : 9 : 9 : 3 : 16.

S. 529: Aus 21 : 6 : 0 : 4 : 6 wird gefolgert 9 : 3 : 1 : 2 : 1.

S. 562 ergibt sich 66 : 46 statt 56 : 56.

Allgemein gibt Lang an, daß die Fehlergrenze durch den dreifachen mittleren Fehler gegeben ist. Das ist zwar für eine große Anzahl von Versuchsgruppen gültig. Wie aber die Verteilungskurve zeigt, kommen auch größere Abweichungen, wenn auch nur selten, vor. Wenn also Lang bei einem erwarteten Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 eine Zahl von 8 Individuen untersucht und das Ergebnis als Stütze für die aus theoretischen Erwägungen geschlossenen Erwartungszahlen benutzen will (a. a. O. S. 364), so ist das unzulässig. Aus diesem einen Versuch sind überhaupt keine Schlüsse zu ziehen. Er kann sowohl an der Grenze wie in der Mitte der Variationskurve liegen. Ist doch selbst bei der doppelten Anzahl von Individuen, d. h. bei 16, die Wahrscheinlichkeit, daß wirklich das erwartete Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 auftritt, nicht etwa 1, wie die landläufige Auffassung annimmt — die beispielsweise behauptet, daß unter sechs Würfen mit einem Würfel eine bestimmte Zahl einmal auftritt — sondern nur 0,2. Leider gibt auch das von Lang zur Veranschaulichung seiner Ausführungen herangezogene wahrscheinlichkeitsrechnerische Beispiel (a. a. O. S. 367) insofern ein falsches Bild, als bei der Gegenwahrscheinlichkeit für das betrachtete Ereignis nicht sämtliche übrigen Ereignisse (statt „mehr als“ muß es immer heißen „mehr oder weniger als“) berücksichtigt sind.

8. Schlußfolgerungen.

Im 4. Kapitel wurde gezeigt, daß für zwei ganz beliebige Zahlen n_1 und n_2 sich immer eine zugehörige Faktorenzahl m berechnen läßt, allein unter der Voraussetzung, daß der eine Phaenotypus dadurch charakterisiert ist, daß alle dominanten Faktoren mindestens in der Einzahl vertreten sind. Läßt man diese einschränkende Voraussetzung fallen, so kann man der Formel (3) zahlreiche andere an die Seite stellen. So würde beispielsweise die Formel $(3+1)^{m_1} \cdot (2+2)^{m_2}$ zahlreiche Wertepaare m_1 und m_2 ergeben. Aber auch allein mit der Formel (3) ergibt sich für jedes beliebige Verhältnis nicht nur ein Wert von m sondern mehrere, die nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitslehre nicht als unmögliche Werte zu gelten haben. Es lassen sich zwar unter den verschiedenen errechneten Werten solche von größerer und geringerer Wahrscheinlichkeit unterscheiden, aber da es sich nur um Wahrscheinlichkeitswerte handelt, ist nicht zu sagen, ob nicht gerade der Wert mit der größeren Abweichung der richtigere ist. So könnte etwa der Wert mit der kleinsten mittleren Abweichung aus der Formel

$$(13) \qquad 3^x - \frac{n_1}{n} \cdot 4^x = \delta \cdot \sqrt{\frac{3^x (4^x - 3^x)}{n}}$$

(wo δ zwischen 0 und 1) durch graphische Darstellung ermittelt werden. Selbst eine größere Zahl von Beobachtungen würde eine sichere Entscheidung zwischen nahe aneinander liegenden Zahlenverhältnissen nicht ermöglichen.

Daß beliebige Zahlenverhältnisse auch ohne Zuhilfenahme weiterer Hypothesen durch einen oder mehrere Mendelsche Brüche dargestellt werden können, geht auch aus folgender Betrachtung hervor. Die Binomialformel, die den Mendelschen Brüchen zugrunde liegt

$$\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^n$$

geht für große n über in

$$\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^\infty.$$

Das ist aber nichts anderes als die Gaußsche Verteilungskurve, die ein ganz beliebiges durch Zufall erhaltenes Beobachtungsmaterial darstellt. Daß nun für den Gesamtphänotypus zahlreiche Faktoren m maßgebend sind, ist ohne Zweifel. Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß die Verallgemeinerung der Mendelschen Regel auf die Variationskurve führt und daß damit eine neue Bestätigung für diese Regel erbracht ist. Wenn man aber bedenkt, daß die Gaußsche Kurve nur die Darstellung für eine ganz zufällige Verteilung ist und bei der Prüfung der Mendelschen Regeln nicht die sämtlichen Variationen berücksichtigt sondern gewisse äußere Merkmale herausgegriffen werden, d. h. Ordinaten der Variationskurve in beliebiger Weise addiert werden, so ist daraus nur der Schluß zu ziehen, daß mit diesen Formeln beliebige Verhältnisse dargestellt werden können. Der Übergang von der quantitativen zur qualitativen Variation und zur alternativen Vererbung erscheint so in einem ganz anderen Lichte.

Sind schließlich die Faktoren nicht unabhängig voneinander, so verliert die Binomialformel ihre Gültigkeit. Die Grundlage für sie ist der Multiplikationssatz der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Dieser ist aber nur anwendbar, wenn die Wahrscheinlichkeiten unabhängig voneinander sind. Die zahlreichen Ergänzungshypothesen über die Koppelung der Faktoren, ihre Anziehung beziehungsweise Abstoßung, die Epi- und Hypostasie, die Annahme geringerer oder größerer Lebensfähigkeit bestimmter Kombinationen widersprechen daher geradezu den Grundlagen der Mendelchen Regeln. Erschien bereits durch die Aufstellung der An- und Abwesenheitstheorie die Annahme, daß die Faktoren immer in doppelter Zahl

auftreten, einigermaßen gekünstelt, so scheint sie sich bei den neueren Hypothesen nur noch durch die Absicht, mit Gewalt das Spaltungsprinzip aufrecht zu erhalten, rechtfertigen zu lassen.

Eine Entscheidung, welche Wahrscheinlichkeiten dem Vorgang zugrunde liegen und wie sie voneinander abhängen, ist nur mit der Methode auszuführen, die Kapteyn[8]) für beliebige Variationskurven ausgearbeitet hat. Leider ist das Beobachtungsmaterial in jedem bisher beobachteten Falle viel zu klein, um diese Methode in Anwendung zu bringen.

Nun ist es natürlich häufig möglich, aus biologischen Gründen zwischen den verschiedenen mathematisch möglichen Mendelschen Brüchen eine Auswahl zu treffen. Häufig wird die F_3-Generation entscheidend sein. So zeigt die Rechnung, daß in unserm Beispiel unter den gemachten Voraussetzungen bei der Annahme 7 : 9 in F_3 das Verhältnis 156 : 100 auftreten müßte und bei der Annahme 27 : 37 würde sich 3060 : 1036 ergeben. Bei einem großen Zahlenmaterial würde sich also in diesem Falle die Unhaltbarkeit der einen Annahme durch die Untersuchung von F_3 erweisen lassen. Abgesehen davon, daß nur in den seltensten Fällen Beobachtungen über F_3 gemacht sind, lassen sich auch leicht Fälle finden, wo die Unterscheidung schwierig oder unmöglich ist, so etwa bei 9 : 3 : 4 und 8 : 4 : 4 oder 61 : 3 und 62 : 2 und vielen anderen. Jedenfalls muß verlangt werden, daß in allen Fällen die Unhaltbarkeit der benachbarten Mendelschen Brüche, die häufig größere mathematische Wahrscheinlichkeit für sich haben als die behaupteten, dargetan wird.

Das Verhalten der Landinsekten dem Wasser gegenüber.

Von **J. S. Szymanski**, Wien.

(Mit 1 Textfigur.)

Das Wohngebiet vieler Landinsekten ist häufig Überschwemmungen ausgesetzt. Denn nach jedem Gußregen bildet sich auf den Wiesen und Äckern eine Unzahl von Lachen, die kleine Inseln umschließen.

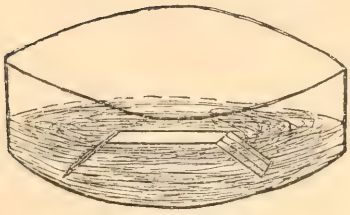
Es war nun von Interesse zu untersuchen, wie sich die auf solchen Inseln befindliche Insekten aus „Land“ herüberretten können.

Fast fünfzig Insektenarten wurden mit Rücksicht auf diese Frage untersucht.

8) Vgl. J. C. Kapteyn, Skew frequency curves in biology and statistics. Teil I, Groningen 1904, Teil II, Groningen 1916.

Die Untersuchungsmethode war äußerst einfach: das zu prüfende Insekt wurde auf eine kleine Holzbrücke mit zwei Leitern gesetzt. Die Brücke wurde in ein Gefäß mit lauwarmem Wasser derart eingebracht, daß sie über den Wasserspiegel emporragte und die beiden Leitern unter dem Wasserspiegel bis zum Gefäßgrund führten. Die Tiefe der Wasserschichte im Gefäß schwankte — je nach der Größe des zu prüfenden Insektes — zwischen 4—15 cm (Abb. 2).

1.



2.

a.

b.

3.

1. Rosenkäfer (*Cetonia aurata*), der vorher durch das Eintauchen benetzt wurde, geht spontan auf einem Stäbchen aus der Luft ins Wasser hinein.
2. Die Insekten, die auf die über dem Wasserspiegel herausragende Brücke gesetzt waren, gehen spontan nach einigen Vorversuchen auf den ins Wasser führenden Leitern unter die Wasseroberfläche herunter, erreichen den Gefäßboden und bewegen sich auf dem letzteren fort.
3. Schwimmen einer Ameise (*Camponotus*)
   a) Schwimmen in gerader Richtung: Der Kopf mit den Fühlern wird über den Wasserspiegel gehalten; die Vorderbeine führen die Bewegungen in sagittaler Ebene aus; die Mittelbeine rudern in horizontaler Ebene; die Hinterbeine sind nach hinten ausgestreckt und bleiben bewegungslos.
   b) Wendung nach rechts (Steuerfunktion der Hinterbeine): das rechte Bein bleibt bewegungslos; das linke Bein rudert in horinzontaler Ebene.

Die auf die Brücke eingebrachten Insekten zeigen — je nach der Art — eine der folgenden vier Verhaltensarten:

I. Gut fliegende bezw. springende Insekten verlassen die Brücke, indem sie davonfliegen bezw. über die Wasserfläche ans „Land" herüberspringen (Fliege *Sarcophaga*, Kleinzirpe *Triecphora*). Diese Insekten gehen nicht spontan unter den Wasserspiegel. Die leichten schnell beweglichen Insekten (*Cantharis* [wahrscheinlich *Fusca*], *Malachius rubidus*, *Anoncodina austriaca*), die ohne einen erhöhten

Punkt nicht aufzufliegen vermögen, laufen schnell auf der Brücke auf und ab, fallen zufällig ins Wasser, zappeln mit den Beinen und bleiben schließlich auf dem Wasserspiegel regungslos liegen. Diese Arten vermögen sich augenscheinlich aus einem überschwemmten Gebiet bloß durch Davonfliegen zu retten.

II. Gut schwimmende Landinsekten werfen sich spontan ins Wasser und schwimmen ans „Land" (Roßameise *Camponotus*-Sp., Laufkäfer *Carabus*-Sp., zwei verschiedene *Harpalus*-Sp., *Pterostychus*-Sp.) (s. Anhang).

III. Eine Spinnenart (*Lycosa chelata* Müller) läuft auf der Brücke auf und ab und geht bald auf den Wasserspiegel hin, auf dem sie gleich den Wasserläufern geschwind und geschickt laufen kann. Wenn sie verhindert wird, das „Land" zu erreichen, so zieht sie die Beine zurück und bleibt regungslos auf dem Wasserspiegel liegen. Wenn sie in diesem Zustand auf die Brücke gebracht wird so geht sie nicht wieder spontan ins Wasser.

Die anderen Spinnarten (*Philodromus aureolus* Oliv.) können auf dem Wasserspiegel weder laufen noch stehen; andere wieder (wahrscheinlich *Dysdera*-Sp.) können auf dem Wasserspiegel stehen, aber, insoweit ich dies zu beobachten vermag, kaum laufen.

IV. Schwere, langsame und nur schwer oder gar nicht fliegende Arten gehen spontan ins Wasser, gelangen in der Regel auf den Leitern bis zum Gefäßgrund und suchen das „Land" zu gewinnen (Marienkäfer, *Lina populi*, *Orina*-Sp., *Prionus*-Sp., *Geotrupes*-Sp., *Cetonia aurata*, Grünrüßler *Phyllobius*-Sp., *Abax*-Sp., *Galleruca Tanaceti* u. s. f.); auch manchmal die Roßameise. Das Verhalten dieser Insekten ist dabei derart, daß sie zunächst die ganze Brücke absuchen; daraufhin machen sie einen Versuch, ins Wasser zu gehen, machen wieder kehrt u. s. f.; schließlich gehen sie nach einigen Versuchen, im Laufe welcher sie ganz benetzt werden, definitiv unter den Wasserspiegel.

Dieses Verhalten beweist, daß das zunehmende Benetzen des Körpers als adäquater Reiz für das Untertauchen dient.

Diese Vermutung läßt sich durch die Beobachtung bekräftigen, daß fast jedes Exemplar der von mir untersuchten Insektenarten spontan auf einem Stäbchen unter das Wasser geht, falls dasselbe früher samt dem Stäbchen ein oder mehrere Male untergetaucht wurde (Abb. 1).

Die Beobachtung der Art, wie sich die Insekten vor der Überschwemmung retten, läßt die Abhängigkeit zwischen den organischen Mitteln und dem Verhalten erkennen.

Die gut springenden bezw. fliegenden Insekten nützen diese Fähigkeiten aus; die gut schwimmenden [1]) bezw. auf dem Wasser-

1) Die gut schwimmenden Insekten zeichnen sich öfters durch ihren platt geformten und leichten Körper (*Carabus*, *Harpalus*) aus.

spiegel laufenden Insekten werfen sich spontan auf die Wasserfläche und führen rudernde bezw. laufende Bewegungen aus. Schließlich nützen die schweren plumpen, mehr oder weniger kugelig gebauten Insekten (*Chrysomelidae*, Marienkäfer, *Cetonia* u. s. f.) ihr großes Körpergewicht (Überwindung der Oberflächenspannung!) und die Fähigkeit, sich festklammern zu können, nebst der längst bekannten Eigentümlichkeit vieler Insekten, unter Wasser eine Zeitlang leben zu können, zum Untertauchen, zum Fortkriechen auf dem Wassergrund und zum Erreichen des „Landes" aus.

Diese Tatsachen beweisen, daß die Art des Handelns durch die vorhandenen Mittel des Organismus bedingt wird.

Anhang.

Die Schwimmreflexe der Insekten.

Der Schwimm-Mechanismus der Roßameise ist ein recht komplizierter Vorgang, der aus einer Reihe von einzelnen Reflexen besteht[2]).

Die schwimmende Ameise, die bereits dank ihrem geringen spezifischen Gewicht auf der Wasseroberfläche schweben kann, hält den Kopf mit den Fühlhörnern über dem Wasserspiegel. Das Vorderbeinpaar wird nach vorne gerichtet und führt sehr rasche Bewegungen in sagittaler Ebene aus (s. Abb. 3a).

Das Mittelbeinpaar wird seitwärts ausgespreizt und bewegt sich in einer annähernd horizontalen Ebene in einem viel langsameren Tempo als das erste Paar.

Das Hinterbeinpaar, das nach hinten ausgestreckt gehalten wird, bleibt bei dem Fortschwimmen in gerader Richtung unbeweglich. Bei den Wendungen setzt sich das Bein, das auf der der Wenderichtung entgegengesetzten Seite liegt, in Bewegung und zwar in horizontaler Ebene; also bei der Wendung nach rechts rudert das linke Bein, bei der Wendung nach links — das rechte Bein; das andere Bein bleibt dabei bewegungslos. Dieses Verhalten beweist, daß die Hinterbeine die Funktion des Steuerns bei dem Schwimmen übernehmen (Abb. 3 b).

Um sich Rechenschaft von der Wichtigkeit der einzelnen Beinpaare für den Akt des Schwimmens zu geben, wurden die verschiedenen Beinpaare bei den verschiedenen Individuen amputiert.

Es ergab sich, daß die Amputation des Vorderbeines keine Störung in der Gleichgewichtserhaltung, jedoch verlangsamtes und ungeschicktes Schwimmen nach sich zieht. Die Amputation des Mittel-

2) Es ist mir leider zurzeit unmöglich gewesen nachzuschlagen, ob dieser Mechanismus bereits beschrieben ist.

beinpaares bewirkt ebenfalls keine Gleichgewichtsstörung; sie hat verlangsamtes, aber nicht ungeschicktes Schwimmen zur Folge. Die Amputation des Hinterbeinpaares beeinflußt weder die Gleichgewichtserhaltung noch die Geschicklichkeit des Schwimmens; das letztere ist nur ein wenig verlangsamt. Bei den Wendungen übernehmen die Mittelbeine die Funktion des Steuerns.

Die Amputationsversuche zeigen schließlich, daß die Amputation der Vorderbeine den Schwimmakt am stärksten beeinträchtigt; weniger beeinflußt denselben das Entfernen der Mittelbeine; und die wenigsten Störungen bewirkt schließlich die Amputation der Hinterbeine.

Die Amputation von allen drei Beinpaaren bei dem gleichen Individuum beeinflußt nicht das Schweben des Körpers in der Rückenlage auf der Wasseroberfläche.

Die anderen Ameisenarten (*Formica fusca*, andere *F.*-Sp., *Myrmica*-Sp.) machen die gleichen Schwimmbewegungen, jedoch ohne den gleichen Erfolg wie *Camponatus*.

Die Laufkäferarten führen die rudernden Bewegungen mit den Beinen in der gleichen Reihenfolge, wie dies auch bei dem Gehen auf dem Lande geschieht, aus; sie steuern, gleich wie die Roßameise mit dem entsprechenden Hinterbein. Bei den *Harpalus*-Sp. beobachtet man öfters, daß das der Wendungsrichtung gleichsinnige Bein aus dem Wasser herausgezogen und während der Wendung in der Luft aufgerichtet gehalten wird.

Außer diesen Insekten habe ich bloß die Baumwanzen *Syromastes* und *Pentatoma* rudernde Bewegungen synchron mit beiden Hinterbeinen ausführen gesehen; sie rühren sich dabei kaum von dem Fleck[3]). Alle anderen von mir untersuchten Insektenarten, die sich auch ja nicht spontan auf die Wasseroberfläche werfen, führen, wenn sie ins Wasser passiv gebracht werden, bloß zappelnde Bewegungen mit den Beinen aus.

3) Noch eine Art des Schwimmens ist mir dank der freundlichen Mitteilung des Herrn Kustos A. Handlirsch aus dem k.k. Naturhist. Hofmuseum bekannt geworden. Herr A. Handlirsch hatte nämlich die Freundlichkeit, mir mündlich mitzuteilen, daß einige kleine *Ichneumonidae* die Flügel als Ruder beim Schwimmen benützen. Dem zuletzt genannten Herrn gebührt auch mein bester Dank für das Bestimmen einiger in diesem Aufsatz erwähnten Arten.

Psycho-biologische Beobachtungen und Analysen an Ameisen.

Von **Robert Stumper**, cand. ing. chem., Luxemburg.

Ich erlaube mir die folgenden Zeilen Herrn Prof. Dr. A. Forel, dem Altmeister der Myrmekologie anläßlich seiner 70. Geburtsfeier (1. September 1918) in aufrichtiger Dankbarkeit zu widmen.

Die Gattung *Leptothorax* gehört, zusammen mit den paläarktischen *Genera Formicoxenus*, *Stenamma*, *Harpagoxenus*, *Anergates* u. a. m. zur Sippe der *Leptothoracini*[1]). Die Merkmale dieser Gattung sind zuerst eine auffallende Tendenz zur Rassen- und Varietätenbildung, sodann das biologische Charakteristikum, daß die einzelnen Arten ihr Nest konstant auf dieselbe spezifische Weise anlegen: unter Laub, in hohlen Zweigen u. s. w. Die *Leptothorax*-Arten sind nun ausnahmslos friedfertige und phlegmatische Tierchen. Dieser psychische Charakterzug stempelt sie, verbunden mit den obigen, zu den „niederen" Ameisen. Das Studium der minder hoch spezialisierten und weniger psychisch begabten Ameisen ist besonders interessant und wichtig; denn hier lernen wir das Verhalten der Formiciden in essentia kennen und wir sind so imstande die Stammesentwicklung der Ameisen durch psychische Belege vergleichend zu klären. So lernen wir denn auch die höhere Psyche der „oberen" Ameisen aus den „niederen" Formen ableiten, was der vergleichenden Ameisenpsychologie sicher zu Nutze kommen wird. In der Literatur ist leider noch wenig über die niederen Ameisen bekannt, so daß hier noch viel zu arbeiten ist. Ich mache z. B. auf die Methoden[2]) der neuen Tierpsychologie: Labyrinth, Wahlmethode u. s. w. aufmerksam.

Der Hauptcharakterzug der *Leptothorax*-Arten ist also phlegmatische Friedfertigkeit. Diese Eigenschaft ist die natürliche Basis der häufigen Doppelnester von *Leptothorax* mit andern Ameisen. Solche Fälle sind zahlreich in der Literatur zu finden: z. B. Wasmann Nr. 177: *Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum* F. mit *Formica truncicola*, *F. rufa*, *F. sanguinea*, *F. fusca*, *Myrmica* u. s. w. So begreifen wir also auch, daß verschiedene Forscher die Gastameisen (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) aus solchen fakultativen Doppelnestern ableiten[3]).

Etliche *Leptothorax*-Arten und zwar hauptsächlich *Leptothorax tuberum F. r. affinis* Mayr, leben gesetzmäßig in hohlen Zweigen

1) A. Forel. Cadre synoptique actuel de la faune unviverselle des fourmis. Bullet. d. l. Société Vaudoise d. Sciences naturelles vol. 51. 1917, p. 244.

2) Siehe: Tierpsychologie, Claparède in Handwörterbuch f. Naturwissenschaften, 1913.

3) R. Stumper. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. I. Btrg. Biol. Zentralblatt 1918.

der Nußbäume und Brombeerstauden. Zu Neuenstadt am Bieler See bot sich mir die günstige Gelegenheit, die Ameisenfauna der Nußbäume näher zu untersuchen und ich will die Resultate der betreffenden Beobachtungen und Versuche, soweit sie interessant sind, hier auseinanderlegen und kritisch beleuchten.

I.

Die Ameisenfauna der Nußbäume.

A. Forel[4]) berichtete im Jahre 1874 über das regelmäßige Vorkommen von *Leptothorax tuberum n. affinis* M., *Dolichoderus quadripunctatus* L. und *Camponotus* (*Colobopsis*) *truncatus* Sp. auf Nußbäumen und Eichen. Der gesetzmäßige Zusammenhang wurde ihm jedoch erst nach Entdeckung von stengelbewohnenden Ameisen der columbischen Savanne klar[5]). Er fand nämlich, daß die drei oben genannten Ameisen in der hohlen Markröhre dürrer Nußbaumzweige ihr Nest haben und zwar bilden *Colobopsis* und *Dolichoderus* polydome Kolonien, während *Leptothorax affinis* in kleinen, selbständigen Kolonien lebt. R. Staeger[6]) hat die Forel'schen Beobachtungen und Untersuchungen wieder aufgenommen und er entdeckte die gleiche Regelmäßigkeit auch in dürren Brombeerzweigen.

Am Bieler See, auf den Südostabhängen der Jura fand ich insgesamt folgende Ameisen auf Juglans regia.

1. *Leptothorax Nylanderi* Forst. (1 Kolonie).
2. id. *tuberum F. r. affinis* Mayr. (sehr vieleKolonien).
3. id. *tuberum F. r. affinis* v. *tubero-affinis* For. (c. 6—8 Kolonien.
4. id. *tuberum F. r. unifasciatus* v. *unifasciato-interruptus* For. (1. Kolonie).
5. *Dolichoderus quadripunctatus* L. (sehr häufig).
6. *Camponotus* (*Colobopsis*) *truncatus* Sp. (1 Kolonie).

Diese Ameisen, von denen *Leptothorax Nylanderi*, *L. tuberum r. affinis* v. *tubero-affinis*, und *L. affinis r. unifasciatus* varr. *unifasciato-interruptus* noch sehr wenig auf *Juglans regia* gefunden wurden, bewohnen die dünnen Zweige, die durch Frost, oder sonstige schädliche Einwirkungen abgestorben sind. Die Ameisen heben mit Leichtigkeit die Marklamellen aus und bauen sich so ein bequemes Nistplätzchen, bis der Sturmwind oder die Leute, die mit langen Stangen die Nußernte abklopfen, das Zweiglein mit den Bewohnern abschütteln. So findet man denn auch in den dünnen Ästen, die unter den betreffenden Bäumen liegen, reichliche Ameisenbeute.

4) Forel. *Fourmis* d. l. Suisse 1874, S. 227.

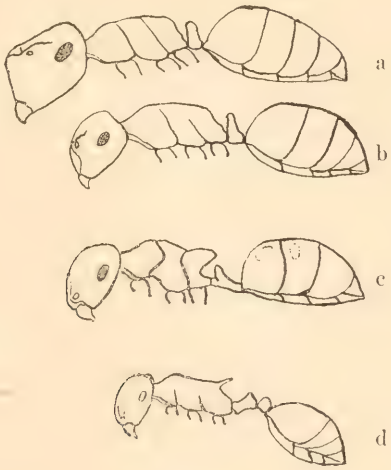
5) id. Faune Myrmicologique des noyers. Bull. d. l. Soc. Vaud. de Sciences nat. 1903.

6) R. Staeger. Zur Kenntnis stengelbewohnender Ameisen in der Schweiz Revue Suisse de Zoologie 1917.

Die stengelbewohnenden Ameisen bohren aber auch noch Nebengänge, benützen auch wohl die Gänge der Crabroniden- eventuell Bockkäferlarven. Von *Leptothorax affinis* traf ich Kolonien sämtlicher Stadien an: isolierte Königinnen mit und ohne Brut, sowie junge, mittlere und erwachsene Kolonien. Letztere begreifen 30 bis 50 ♀♀ und 1—3 Weibchen.

Die Annahme Forel's bezüglich der polydomen *Dolichoderus*-Kolonien fand ich an dem Neuenstädter Material bestätigt, einerseits entdeckte ich das öftere Fehlen der Weibchen (am 13. 8. 17 z. B.) in Kolonien und andererseits konnte ich den Zusammenhang der einzelnen Kolonien experimentell nachweisen. Ausnahmslos gliederten sich die Bewohner verschiedener Zweignester im künstlichen Nest zu einer Kolonie zusammen.

Wie erklären wir nun die eigentümliche „Hemisymbiose" dieser drei Ameisenarten, die noch dazu drei verschiedenen Unterfamilien angehören?



Figur 1.
a = *Camponotus (Colobopsis) truncatus* Sp. Soldat.
b = id. „ Arbeiter.
c = *Dolichoderus quadripunctatus* L. ♀
d = *Leptothorax tuberum, affinis* M. ♀

Die Tatsache, daß drei verschiedene Ameisenarten dieselbe Lebensweise haben, ist nicht überraschend. Wir kennen ja zahlreiche Konvergenzerscheinungen in den verschiedenen Ameisengattungen (z. B. die abhängige Koloniegründung u. s. w.). Sehr viel merkwürdiger ist das friedliche Nebeneinanderleben dieser Tierchen auf demselben Substrat. So fand Forel (loc. cit.) auf einem Nußbaume: 9 Nester von *Dolichoderus quadripunctatus*, 7 Nester von *Leptothorax affinis*, 2 Nester von *Colobopsis truncata*.

Ich fand auf einem Baum, so weit ich die dürren Zweige erreichen konnte: 3 *Dolichoderus*-Nester, 10 *Leptothorax*-Nester, außerdem in den dürren Zweigen, die unter dem Baum zerstreut lagen: 1 *Dolichoderus*-Nest, 3 *Leptothorax*-Nester.

Ein anderer Baum ergab folgende Ausbeute: 1 Kolonie *Camponotus* (*Colobopsis*) *truncatus*. 2 Kolonien *Dolichoderus quadripunctatus*. 7 Kolonien *Leptothorax*-Arten; unter dem Baum: 1 *Leptothorax-Nylanderi*-Nest, 3 *Leptothorax affinis*-Nester.

Um die friedliche Nachbarschaft dieser Ameisen experimentell zu prüfen, stellte ich eine Reihe Versuche an.

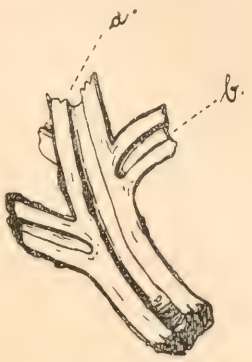
Mischungsversuch I. Am 23. VII. 17 gab ich eine kleine *Leptothorax Nylanderi*-Kolonie in eine Glasröhre. Nachdem sich die Ameisen einquartiert hatten, fügte ich eine Kolonie *Leptothorax tuberum r. affinis* hinzu. Beide mit Brut. Nach der ersten Verwirrung, wobei die beiden Arten lebhaft durcheinander rannten, entstand ein Stadium der Ruhe. Während diesem betasteten die Ameisen sich gegenseitig und schlossen darauf ohne Feindseligkeiten Frieden. Sie trugen die Brut zusammen und inspizierten die neue Wohnung gründlich. Dieses Verhältnis blieb so bestehen, bis gegen Mitte August, wo ich das Reagenzglas leerte.

Mischungsversuch II. Am 28. VII. 1917 tat ich eine Kolonie *Dolichoderus quadripunctatus* und eine Kolonie *Leptothorax tuberum r. affinis* in ein Becherglas. Die beiden Kolonien stammten von verschiedenen Bäumen. Nachdem die erste Aufregung sich gelegt hatte, trugen beide ihre Brut in einen hohlen Zweig, den ich vorher hinzugegeben hatte. Nach einem Tage trat jedoch eine räumliche Trennung ein, die *Leptothorax* waren mit Sack und Pack aus dem Stengel ausgewandert und hatten sich neben dem Zweiglein niedergelassen. Es kam jetzt auch zu ganz vereinzelten Kämpfen, bei denen die kräftigeren *Dolichoderus* die Oberhand behielten. Dieser Versuch bildet das Gegenstück des Forel'schen Experimentes (loc. cit.) mit *Componotus* (*Colobopsis*) *truncatus* und *Dolichoderus quadripunctatus*, welche friedlich nebeneinander wohnen blieben. Forel sieht darin mit Recht eine Tendenz zur Parabiose.

Adoptionsversuch III. Zu einer *Leptothorax tuberum* v. *affinis*-Kolonie (mit ♀) gab ich ein *Leptothorax Nylanderi*-Weibchen. Das Resultat verlief negativ, das fremde *Nylanderi*-Weibchen wurde von den *affinis*-Arbeiterinnen mißhandelt und ging infolgedessen nach einigen Stunden ein.

Ein natürlicher Fund inkompletter Parabiose IV. Am 27. VIII. 17 brach ich einen kleinen Zweigstumpf eines Nußbaumes ab. Beim Aufspalten machte ich die überraschende Entdeckung, daß zwei Ameisenarten denselben bewohnten. Fig. 2 veranschaulicht die Verhältnisse.

Im Hauptkanal *a* traf ich eine kleine *Colobopsis*-Kolonie an. (1 ♀, 1 Soldat und 12 ♀♀.) In dem Seitenkanal *b* wohnte eine mittelgroße *Leptothorax affinis*-Kolonie. (1 ♀ und 25 ♀♀ mit Brut.) Beide Ameisenarten lebten also in unmittelbarer Nachbarschaft.



Figur 2.

Es gilt jetzt die Beobachtungen und Resultate I, II, III und IV zu interpretieren. Die Mischungen und Allianzen hängen innig mit dem Problem des gegenseitigen Erkennens zusammen und wir müssen bei einer Analyse der obigen Resultate von diesen Tatsachen ausgehen. Hier kurz die Darlegung unserer Kenntnisse über die künstlichen und natürlichen Allianzen:

Ameisen derselben Kolonie erkennen sich durch den Nestgeruch und unterscheiden vermittelst diesem sämtliche fremden Ameisen, sogar derselben Art aber andern Herkommens. Dem äußeren Geruchreiz entsprechen also zwei Reaktionen: 1. eine freundliche, wenn der Geruch dem bekannten, eignen Nestgeruche entspricht (Erfahrungsassoziation); 2. eine feindliche, wenn der Geruch unbekannt ist.

Der Nestgeruch besteht nach den schönen Versuchen Bruns'[7]) aus zwei Komponenten: 1. einem spezifischen Globalgeruch, der von der Königin übertragen wird: der eigentliche Koloniegeruch; 2. einem Individualgeruch, der sich zu dem ersteren aus dem besonderen Geruch der Nestlokalität beizumischen scheint.

Die letztere von Brun geäußerte Annahme läßt sich ihrerseits in zwei Komponenten zerlegen und zwar entsteht der Individualgeruch meiner Meinung nach nicht einzig und allein durch die chemische Beschaffenheit des Nestes, sondern durch die zahlreichen Drüsenabsonderungen der Ameisen, die von Ameise zu Ameise wechseln können.

Der Koloniegeruch der Ameisen hat übrigens sein menschliches Analogon, wie ja auch die Viehzucht, die Champignonkultur, das Webschiffchen ihre menschlichen und „ameisischen" Vertreter haben: Bekanntlich wechselt der Hausgeruch von Familie zu Familie und man findet nicht zwei Häuser, die längere Zeit hindurch bewohnt waren, die denselben Geruch aufzeigen.

7) R. Brun. Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. Biol. Zentralbl. 1910, Nr. 15. — Id. Zur Psychologie der künstl. Allianzkol. b. d. Ameisen. Biol. Zentrbl. 1912, Nr. 5. — Id. Über die Ursachen an künstl. Allianzen b. d. Ameisen. Journal f. Psychol. u. Neurol. 1913. — Id. u. E. Brun. Beobacht. im Kemptthaler Ameisengebiet. Biol. Zentrbl. 1913. — Id. in K. Escherich „Die Ameise" 2. Aufl., X. Kapitel.

Die Mischungskolonien und besonders die künstlichen Mischungen, die man durch Schütteln zweier Kolonien in einem Behälter erzielt, können nun dahin erklärt werden, daß ein neutraler, einheitlicher Koloniegeruch entsteht, auf dessen Empfindung die Ameisen dann freundlich reagieren. Diese Erklärung ist jedoch falsch und zwar aus folgenden Gründen: Erstens müßte die Reaktion auf den neuen, einheitlichen Neŝtgeruch von beiden Seiten eine feindliche sein und zweitens ist es durch Brun bewiesen, daß der Mischgeruch erst etliche Zeit nach der Mischung zustande kommt. Diese zwei Gründe genügen vollauf die Bethe'sche chemoreflektorische Erklärungsweise zu verwerfen und sie drängen uns deshalb zu einer näheren Analyse der psychischen Faktoren, die hier ins Spiel treten.

Als erstes einwirkendes Moment kommt die Zwangslage in Betracht. Die Ameisen sind aus ihren natürlichen Verhältnissen herausgerissen worden und die neuen, mächtigen Reize hemmen die normalen Instinktmechanismen und befördern somit die friedliche Vereinigung beider Ameisenarten. Sodann kommen noch sekundäre Faktoren hinzu: Anzahl der betreffenden Ameisen, Vorhandensein von Brut und Königin, welche die Instinkte in die Bahn einer friedlichen Allianz leiten helfen. Sodann kommt noch der so wichtige Faktor Zeit unter der Form der gegenseitigen Anpassung und der allmählichen Entstehung eines Mischgeruches in Betracht.

Die Mischungskolonien sind somit nicht das Resultat einfacher olfaktiv-physiologischer Reizwirkung, sondern vielmehr von psychoregulativen Tätigkeiten, deren Hauptelemente die neuen Reizkomplexe und die Anpassung sind; also eine Assoziation der sozialen Instinkte mit den neuen einwirkenden Elementen. So beschaffen bildet die Analyse der künstlichen Mischungsversuche einen klaren, allgemeingültigen Ausgangspunkt, von dem aus sich nach der einen Richtung die künstlichen Allianzen und nach der andern die natürlichen Allianzen abzweigen. Dieses gilt nun ausnahmsweise für alle höheren Ameisen, z. B. *Formica*, *Lasius*, *Camponotus* u. s. w.

Für niedere Ameisen ist noch ein Versuchsfeld offen, das ich durch obige Experimente anzubahnen das Glück hatte[8]). Wir müssen a priori bei der Interpretation der obigen Versuche nicht vergessen die biologischen und psychischen Besonderheiten zu betrachten und diese als Basis der weiteren Ausführungen behalten. Diese Besonderheiten sind nun für *Leptothorax* Friedfertigkeit und phlegmatischer Charakter.

Also sind bei den Mischungsversuchen von *Leptothorax*-Arten die Reaktionen von Natur aus schon gemildert. Daraus folgt nun,

8) Welches der Einfluß der Temperatur bei den Allianzen ist, steht auch noch festzustellen!

daß die Intensität der feindlichen Reaktion auf einem neuen Geruch schwächer ist wie bei hohen Ameisen. Bei *Leptothorax* kommt aber auch das sekundäre Moment des Vorhandenseins von Brut und Königin, der Anpassungen in Betracht.

So sehen wir, daß bei Versuch I und II die Allianz sich ohne Feindseligkeiten machte. Anders sind die Verhältnisse bei dem Adoptionsversuch III. Hier wurde die *Nylanderi*-Königin umgebracht, und das beweist was oben gesagt wurde, daß sekundäre Faktoren ins Spiel treten. Jedoch ist die Adoptionsfrage der Weibchen bei den Ameisen eine andere Seite der psyschischen Äußerungen derselben.

Die biologischen Erscheinungen der Adoption wurden in dem letzten Jahrzehnt gewaltig geklärt und ihre Kenntnis sehr gefördert. Und zwar speziell gelten hier biologische Evolutionsserien, da man die Tatsachen der Sklaverei und des sozialen Parasitismus auf diesem Wege zu erklären suchte[9]). Die psychologische Seite dieser interessanten Beobachtungen und Versuche bleibt noch zu beleuchten. Ohne hier und jetzt tief in dieses Problem, das durch spezielle, adequate Versuchsserien gelöst werden muß, einzudringen, versuche ich einiges znr Lösung beizutragen.

Bekanntlich lassen sich manche Ameisenweibchen nach dem Hochzeitsflug bei fremden Ameisenarten aufnehmen, wo sie das Fortpflanzungsgeschäft vollbringen und die Brut von den fremden Arbeiterinnen aufziehen lassen. Normalerweise gräbt sich das Ameisenweibchen einen Kessel, pflegt und nährt die Brut selbst und bleibt somit selbst aktiv bis die ersten Arbeiterinnen erzogen sind. Sodann sinkt die Königin zur Eierlegmaschine herunter, wird gehegt und gepflegt und kümmert sich nicht mehr um die Brut, diese Sorgen ihren Arbeiterinnen überlassend. Somit sehen wir das psychische Verhalten, bei der Entwicklung der Erstlings-Arbeiter, sich plötzlich umwandeln. Dieses ist einfach eine Folge der erblichen sozialen Instinkte, eine Folge der Arbeitsteilung.

Die Weibchen der abhängigen Koloniegründungsweise haben die psychische Eigenart, andere Arten aufzusuchen, wir beschäftigen uns jetzt nicht mit der Entstehung und Entwicklung dieses Instinktes, sondern sehen zu, welches die psychischen Faktoren der Adoption selbst sind.

9) Siehe hierzu die diesbezüglichen Schriften von Wasmann, Brun, Viehmeyer, Wheeler, Emery, Kutter u. a., die hauptsächlich im Biol. Zentralblatt veröffentlicht wurden. Die nachfolgenden psychologischen Überlegungen fußen auf den Adoptionsexperimenten dieser Forscher, besonders der Myrmekologen Wasmann, Brun und Kutter.

Die Aufnahme ist natürlich an eine ähnliche äußere Gestalt gebunden, wir finden denn auch Adoptionsweibchen nur bei nahe verwandten Ameisen, oder bei Ameisen von ziemlich gleicher Struktur. Eine zu heterogene Gestalt würde bei Betastung eine feindliche Reaktion auslösen. Dieser Charakter ist aber nur von nebensächlicher Bedeutung. Der Geruchswirkung kommt die Hauptbedeutung bei der Adoption zu. Der intensive, dem Weibchen anhaftende, Koloniegeruch wird schon beim Hochzeitsflug, besonders aber bei dem nachherigen Umherlaufen stark gemildert, es kommen jetzt akzidentelle Gerüche (Boden u. s. w.) hinzu, die den primitiven feindlichen Geruch teilweise verdecken. So macht denn das Aufnahme suchende Weibchen eine nützliche Quarantäne durch.

Aber noch ist es nicht adoptiert. Es steht fest, daß große Ameisenkolonien fast nie fremde Weibchen aufnehmen, andererseits erleichtern das Fehlen einer eignen Königin oder die Tatsache einer kleinen Kolonie die Aufnahme sehr. Hier kommen also gewaltige plastische Tätigkeiten in Betracht, und zwar beruhen diese ausnahmslos auf individuell erworbenen Assoziationen. Die Aufnahme fremder Weibchen in Ameisenkolonien ist also bedingt durch spezielle psycho-plastische Dispositionen der Arbeiterinnen. Ich zähle deshalb die Adoption zu den Instinktregulationen, deren Basis individuell erworbene Assosiationen sind. Das Ameisenleben ist vollgepfropft von solchen sozialpsychologischen Korrektionen, die die Instinktmechanismen durch individuelle Plastizismen regulieren, in nützliche Bahnen leiten und so eine Anpassung an äußere Vor- und Nachteile herbeiführen. Als letzter Faktor kommt die Akkomodation in Betracht, bei wiederholten Aufnahmeversuchen gelingt die Adoption stets mit den fortschreitenden Versuchen besser. In diesem Falle hat sich die Assoziation der neuen Erregungen mit den erblichen Instinkten vollbracht und ist zum sekundären Automatismus geworden.

Alles in allem: Wir sind berechtigt die Adoptionsvorgänge der Ameisenweibchen bei fremden Ameisenkolonien gleich denen der Allianzkolonien zu hohen psychischen Tätigkeiten zu stempeln, die zur Kategorie der Instinktregulationen gehören und deren Faktoren, in zeitlicher Anordnung, folgende sind:

1. Attenuierter Nestgeruch des aufzunehmenden Weibchens.
2. Psychische Situation der aufnehmenden Kolonie.
   a) kleine Kolonie („Bewußtsein der Schwäche“);
   b) Fehlen einer Königin („Bewußtsein der Schwäche“).
3. Psychische Akkomodation.

In unserem Falle (Adoptionsversuch) löste also der Reizkomplex „*Nylanderi* ♀“ bei den *affinis* ♀♀ eine feindliche Reaktion

aus, aus den zwei Gründen des fremden Geruches und des Vorhandenseins einer eignen Königin mit Brut.

Wir sehen nun aber auf den Nußbäumen eine sehr heterogene Ameisenschaft (siehe Figur 1.)

Camponotus (*Colobopsis*) *truncatus* (*a* u. *b*, s. Fig. 1).
Dolichoderus quadripunctatus (*c*).
Leptothorax tuberum v. *affinis* (*d*).

Dieselben leben ohne Feindschaft nebeneinander, also haben sie sich gegenseitig aneinander angepaßt.

Welches ist jetzt die psychische Phylogenie dieser Ameisengemeinschaft. Die Versuche Forel's und auch die meinen zeigen ein friedliches Übereinkommen. Jedoch sind andererseits alle andern Ameisen sich gegenseitig Feinde; wir sind somit berechtigt eine psychische Entwicklung anzunehmen. Die Natur und die Faktoren dieser phyletischen Anpassung sind meiner Meinung nach folgende:

1. Das primitive Stadium der Nußbaumameisen war jedenfalls eine feindliche Nachbarschaft.
2. Es traten nun im Laufe der ersten Generationen folgende psychischen Situationen ein.

Eine gewisse Zwangslage (das Leben auf demselben Substrat) vereinigte die anfangs feindlichen Nachbaren.

Eine relative Bewegungsfreiheit verminderte die Wahrscheinlichkeit des often Zusammentreffens.

Ein gemeinsamer Vorteil (Nist- und Nahrungsvorteile) trat auch in Kraft.

Die Entstehung eines ziemlich ähnlichen Nestgeruchs (Juglansgeruch) verminderte die Heftigkeit der Zusammentreffen und zuletzt die Anpassung an die gemeinsamen Lebensbedingungen.

Alle diese Faktoren wirkten auf die Juglansameisen, die sich im Lauf der Zeit erblich fixierten und somit die heutige friedliche Gemeinschaft bewirkten.

II.

Über Variation bei *Leptothorax tuberum r. affinis* und *Formica rufa*.

1. ***Leptothorax tuberum r. affinis*** M.

Bei der Bestimmung der *Leptothorax*-Ausbeute aus dem Neuenstädter Gebiet fiel mir der besondere Umstand auf, daß nur sehr wenige Exemplare rassenrein waren. Unter 100 Kolonien waren höchstens 15 genau den Beschreibungen und Abbildungen entsprechend. Sie variierten besonders in bezug auf

Form und Länge der Epinotaldornen. Ob die Ursache dieser Variationen Inzucht, Bastardierung oder räumliche Seggregation sind, vermag ich nicht genau zu bestimmen.

2. ***Formica rufa*** L.

Die *rufa*-Bewohner der Kolonie 12 meines *Formicoxenus*-Bezirkes (siehe die betr. Arbeit im Biol. Zentralbl.) zeigte den konstanten Charakter einer eingebuchteten Schuppe. Arbeiterinnen und Weibchen wichen durch diese Variation vom Normal-*rufa*-typus ab. Hier ist wahrscheinlich Inzucht die Ursache der Variation.

III.

Lebenszähigkeit einer *Leptothorax*-Kolonie.

Ich hielt eine mittelgroße *Leptothorax tuberum* v. *affinis*-Kolonie, die ich am 15. Mai 1917 zu Veyrier bei Genf gefunden hatte, bis zum 10. Februar 1918 in einem Reagenzglas gefangen, ohne ihnen irgendwelche Nahrung zu geben. Erst gegen Mitte Dezember 1917 fingen die Arbeiter an einzugehen, zuletzt (9. II. 1918) starb die Königin.

IV.

Inzucht bei *Leptothorax*.

Für kleine Ameisenkolonien ist die Inzucht als fakultative Begattungsweise anzunehmen. Rein theoretisch genommen muß diese Kopulationsart die häufigere sein. Forel spricht sich schon 1874 hierfür bei *Leptothorax* aus. Ich fand nun bei *Leptothorax tuberum* v. *affinis* sehr häufig Männchen und Weibchen zu gleicher Zeit in derselben Kolonie vor. Außerdem spricht der Umstand einer häufigen Pleometrose (1—3 ♀♀) für diese Ansicht.

V.

Pleometrose bei *Formica pratensis* de Geer.

Am 5. Oktober 1917 traf ich, beim Untersuchen eines *Formica pratensis*-Haufens nach *Formicoxenus nitidulus* (Kol. Nr. 20) 12 Weibchen an, und zwar waren davon

1 ♀ rein *rufa*,
8 ♀♀ *rufa-pratensis*,
3 ♀♀ rein *pratensis*

angehörig. Ob sekundäre Adoption der fremden Weibchen die Ursache ist, oder ob es vielleicht mendelnde Ameisen sind, ist schwer zu bestimmen. Beide Möglichkeiten sind wahrscheinlich.

Genf, April 1818.

Zur Abwehr.

Im Biologischen Zentralblatt vom Mai 1918 entgegnet Herr Privatdozent Dr. H. Henning dem Herrn Dr. R. Brun, von dem er sich persönlich gekränkt fühlt. Herr Brun mag selbst darauf erwidern. Dagegen fand schon früher und findet jetzt wiederum Herr Dr. Henning, den ich niemals angriff, für gut mir Aussagen wegwerfend zu unterlegen, die mich zu einer Abwehr zwingen:

Ich sei in der Tierpsychologie Anthropomorphist, behaupte die Ameisen denken logisch, fühlen menschlich sozial etc. Den sozialen Instinkt der Ameisen habe ich, wohl mit Recht, stets hervorgehoben und gesagt er sei stärker als beim Menschen. Heißt dies etwa menschlich logisch denken und fühlen? Sind das Fühlen und der Instinkt Sache der Logik? Ich habe vielmehr den Anthropomorphismus in der Tierpsychologie stets bekämpft.

Ich behaupte, schreibt H., die Insekten sehen die Welt farbig und geformt gleich wir! Ich protestiere gegen solche Entstellungen. In meinen „Sinnesempfindungen der Insekten" (Verlag E. Reinhardt in München) habe ich vielmehr für jeden Unvoreingenommenen die Unterschiede zwischen Menschen und Insekten in ihrer ganz verschiedenen Psychologie möglichst objektiv klar gelegt und nicht „ganz verzerrt", auch nicht „die neurologischen Stufenfolgen einfach übersehen", wie H. schreibt.

„Er hätte mich darauf hingewiesen, sagt er, daß das Gestalterlebnis (rund, eckig u. s. w.) in meinen Beispielen kein peripherer, sondern ein zentraler Faktor sei." Was ist das für ein Durcheinander? Ist denn nicht gerade bei Sinnesempfindungen und bei ihrer Verwertung durch das Gehirn ein beständiger Wechselverkehr zwischen Sinn (Peripherie) und Zentrum durch die Nerven maßgebend? und wirken nicht beide (der Sinn durch seinen Bau, das Zentrum durch Assoziationen und Ekphorien) infolgedessen unentwirrbar aufeinander?

Er wendet gegen mich ein, „daß eine Raumwahrnehmung nicht auf Aufspeicherung im Gehirn, sondern durch äußere Reize entstehe". Dabei verwechselt er Wahrnehmung mit Empfindung! Selbstverständlich sind Sinnesempfindungen vermittelst Sinnesorganen zur Sinneswahrnehmung nötig. Letztere aber entsteht durch Aufspeicherung assoziativer Vorgänge und deren Kombinationen und Ekphorien im Gehirn. Muß man wirklich einem Biologen und Psychologen dieses heute noch erklären.

Ein noch größeres Durcheinander schreibt dann noch H. über Geruch und Telepathie. Er glaubt mich belehren zu müssen, daß „chemische Riechatome keine geruchliche Taxameteruhren in sich haben"! Gewiß nicht, aber wenn diese nicht von der tief nach innen feststehenden menschlichen Nase, sondern von außen liegenden beweglichen Fühlhörnern gerochen werden, können letztere bei

gleichzeitiger Abtastung mittelst ihrer Bewegung die Grenzen, und nebenbei mittelst der Abschwächung des Geruches, der mit der Entfernung abnimmt, auch letztere abmessen, was wir nicht können. H. wirft mir „Nichtachtung gesicherter medizinischer und psychologischer Tatsachen vor“ . . . sagt aber nicht welche. Ich verwahre mich gegen solche allgemeine Anschuldigungen und warte ruhig auf die Beweise.

Endlich schreibt H. wörtlich, „daß Forel's gelegentliche Streifzüge populärer Art durch das Grenzgebiet der Psychologie und Philosophie ihm nicht gerade den Ruf einer psychologischen Autorität einbrachten“, und beruft sich hierbei auf „psychologische Fachorgane“. Damit sucht H. meine Kompetenz über die Frage herabzusetzen, weil ich auch populär und nicht nur wissenschaftlich geschrieben habe. Also sollte man nach H. an Fachgeist leiden, vielleicht gar an Facheinseitigkeit, um noch wissenschaftlich salonfähig zu sein. Ich gestehe rundweg, daß ich auch populäre Werke und, außer Ameisen, auch andere Tiere, Hirnanatomie, Psychiatrie, Psychologie, Hypnotismus u. s. w. wissenschaftlich studiert habe. Ich hasse aber den Autoritätsglauben, will selbst keine „Autorität“ sein und halte mich durchaus nicht für unfehlbar. Dagegen muß ich von einem „Gelehrten“ eine ruhige (nicht affektiv gefärbte), objektive, d h. induktive Prüfung der Tatsachen und Ansichten fordern. Herrn H. verweise ich auf zwei wissenschaftliche Arbeiten von mir, die aus den Jahren 1915 und 1918, somit später als meine populären Schriften, erschienen sind, resp. erscheinen werden:

1. Über unser menschliches Erkenntnisvermögen, Beitrag zur wissenschaftlichen deterministischen Psychologie, im Journal für Psychologie und Neurologie, Band 21, 1915. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth.

2. Der Hypnotismus oder die Suggestion und die Psychotherapie, ihre psychologische, psychophysiologische und medizinische Bedeutung, ein Lehrbuch für Studenten und andere Gebildete, 7. ganz umgearbeitete Auflage. Stuttgart, Verlag von Ferdinand Enke, 1918. Letztere Arbeit wird bald erscheinen; darin befindet sich auch die kurze Analyse des Buches eines Fachpsychologen, Max Dessoir: „Vom Jenseits der Seele“.

In diesen beiden Schriften wird H. meine Ansichten gründlich erläutert finden, wenn es ihm darum zu tun ist. Zum Schluß möchte ich ihn bitten, wenn er sich von andern „gekränkt“ fühlt, den Spiegel vor das eigene Ich zu stellen und vor allem selbst nicht damit anzufangen, daß er andere durch Entstellungen ihrer Angaben „kränkt“.

Zürich. **D. A. Forel.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel, Professor der Botanik und Dr. R. Hertwig, Professor der Zoologie in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **September 1918** **Nr. 9**

ausgegeben am 30. September

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: W. Lubosch, Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. S. 357.
W. v. Buddenbrock, Einige Bemerkungen zu Demoll's Buch: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. S. 385.
Referate: Schmidt, Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908—1910. S. 391.
E. Gutzeit, Die Bakterien im Haushalte der Natur und des Menschen. S. 395.
Cornel Schmitt, Erlebte Naturgeschichte (Schüler als Tierbeobachter). S. 396.

Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken.

Von Dr. Wilhelm Lubosch, ao. Professor der Anatomie in Würzburg.

Inhalt.

Einleitung.

I. Die naturphilosophische Gesamtlage um das Jahr 1830.

Cuvier's und Geoffroy's Behandlung der vergleichenden Anatomie nicht durch „Exaktheit“ unterschieden, sondern durch ihre Beurteilung der Tatsachen. Verzicht auf jegliche Beurteilung (Kombination) der Tatsachen (Cuvier, u. A.). Kombination in vierfacher Weise möglich. 1. Idealistisch-evolutionistisch. Urformenlehre. — 2. Epigenetisch-transformistisch. — 3. Verknüpfung beider Auffassungen. — 4. Goethe's Stellung. Seine praktisch vergleichend-anatomische Fassung der Typuslehre. Begründung des Homologiebegriffes. — Worin besteht die „Exaktheit“ in der vergleichenden Anatomie? — Die Methodik der vergleichenden Anatomie als Gegenstand des Akademiestreites.

II. Verlauf und Beurteilung des Akademiestreites.
   a) Verlauf. 1. Vorgeschichte und Anlaß. — 2. Verlauf in tabellarischer Darstellung.
   b) Beurteilung. 1. Charakteristik der Personen. — 2. Gegenstand des Streites.
III. Der Streit bei Mit- und Nachwelt.
   Goethe (1830 und 1832), R. Virchow (1867), Joh. Müller (1335), R. Owen (1848), E. Haeckel (1866). — Evolutionistische Elemente und Geoffroy'sche Probleme in der späteren und heutigen vergleichenden Anatomie (Archipterygiumtheorie — Entstehung des Haarkleides — Reichert'sche Theorie — Chondrogenese).
Schluß.

Einleitung.

Die erneute Behandlung dieses Themas wird zwar unmittelbar veranlaßt durch die Besprechung, die der Akademiestreit kürzlich durch Kohlbrugge erfahren hat (1913 p. 61 ff. Goethe's Parteinahme am Kampf in der Pariser Akademie v. J. 1830). Doch waren es schon meine eigenen Untersuchungen der letzten Jahre über spezielle Fragen der vergleichenden Anatomie, die mir mehr und mehr den Wunsch erweckt hatten, einige theoretische Probleme unserer Wissenschaft, vor allem das der polyphyletischen Deszendenz, das neuerdings wieder in den Vordergrund getreten ist, selbst zu prüfen. Hierzu war es aber unerläßlich, die historischen Anfänge der Morphologie, die in die Zeit der ersten Blüte der vergleichenden Anatomie fallen, durch eigenes Studium der Literatur kennen zu lernen. Die Möglichkeit zu diesen rein literarischen Studien bot sich mir während gewisser Zeiten meiner Tätigkeit im Felde. Die endgültige Bearbeitung meines Materials konnte ich dann nach meiner Rückkehr vornehmen, und als ein Teil dieses Materiales ist die vorliegende Abhandlung aufzufassen, in der der Versuch gemacht wird, die aus der Kritik Kohlbrugge's erwachsene Darstellung der Vorgänge des Jahres 1830 in den Rahmen einer umfassenderen Betrachtung einzuschließen.

Was Kohlbrugge's Arbeit betrifft, so kann uns bei aller Bewunderung, die dem Autor gezollt werden muß, weil er mit erstaunlicher Belesenheit uns die gesamte, sonst wohl kaum bekannte Literatur über diese Frage vorführt, doch der Eindruck seiner Darstellung nicht ganz befriedigen. Gewinnt doch der, der nicht selbst die Akten dieses berühmten Streitfalles studiert, dadurch, wie Kohlbrugge seinen Verlauf schildert und die beteiligten Männer charakterisiert, keine ganz richtige Ansicht von der ganzen Sachlage. Namentlich sind es die Personen Goethe's und Geoffroy St.-Hilaire's, die Kohlbrugge glaubt anders beurteilen zu müssen, als wir es bis dahin gewohnt waren. Freilich übernimmt er im wesentlichen das Urteil, das schon vor langer Zeit K. E. v. Baer über den Akademiestreit gefällt hatte; dies Urteil ist aber erst im Jahre 1897 durch Stieda's Veröffentlichung der von v. Baer hinter-

lassenen schönen, fragmentarischen Biographie Cuvier's allgemeiner bekannt geworden. Es ist daher auf das allgemeine Urteil über die Ereignisse des Jahres 1830 ganz ohne Einfluß geblieben und erst durch Kohlbrugge's Schrift könnte es weitere Verbreitung gewinnen. Dies scheint mir aber dem Morphologen die Verpflichtung aufzuerlegen, das Material erneut quellenmäßig zu würdigen; denn nicht nur handelt es sich um einen für die Geschichte unserer Wissenschaft ganz ungewöhnlich bedeutsamen Vorgang; sondern es ist auch das, was K. E. v. Baer über die Sache gesagt hat, bei Kohlbrugge so verschärft worden, daß hiernach Geoffroy St.-Hilaire als endgültig abgetaner Phantast ohne Sinn für wissenschaftliche Kritik, als leidenschaftlich-aggressiver, eitler Theoretiker und Verderber aller exakten Methodik dasteht, Goethe aber als eitler Greis, der bedauerlicherweise in einer schwachen Stunde für den Partei ergriffen hat, der seinen eigenen, lebenslang gehegten vermeintlich wissenschaftlichen, in Wahrheit dagegen unwissenschaftlich-dilettantischen Bestrebungen entgegengekommen war.

Nun ist es gewiß für die gelehrte Kritik völlig gleichgültig, ob sie unsere Gefühle der Verehrung für den oder jenen Mann kränkt; nur muß sie dann wirklich unangreifbar sein und sich nicht auf Meinungen über Tatsachen stützen, sondern die Tatsachen selbst reden lassen. Ob meine Änderungen, die gleichfalls auf das „Aktenmaterial" zurückgehen, zugleich berechtigte Verbesserungen des von Kohlbrugge entworfenen Bildes sind, ob es möglich ist, trotz der Urteile v. Baer's und Kohlbrugge's auch weiterhin in Geoffroy St.-Hilaire einen unserer bedeutendsten Morphologen zu sehen und die „dilettantischen" Werke Goethe's als unerreicht großartige Dokumente der vergleichenden Anatomie dankbar zu bewahren — das zu beurteilen muß dem Leser selbst überlassen bleiben. Nur zu einem solchen Urteil anregen soll diese kurze Darstellung. Besonders zwei Fragen sind es, die mir gerade nach Kohlbrugge's Bearbeitung einer besonderen Prüfung zu bedürfen scheinen: erstlich die, nach dem eigentlichen Kern der Lehre Geoffroy's und zweitens die, warum Goethe in Geoffroy seinen „Alliierten" mit so großem Nachdruck freudig willkommen hieß.

Was die erste Frage anbelangt, so finden wir wohl bei Kohlbrugge des öfteren die Angabe, daß Geoffroy „die Einheit des Bauplanes" aller Tiere zum Prinzip erhoben habe (p. 64, 67, 72, 99 und Anm. 22); von der „Einheit der Komposition" spricht er ebenfalls (p. 74, 77, 81, 83, u. a.); auch wird kurz die „Theorie der Analogien" erwähnt (p. 75 u. 82). Aber mit diesen Schlagworten ist Geoffroy's Lehre doch nicht gekennzeichnet. Das „Prinzip der Analogien" wäre viel tiefer und gründlicher zu erörtern und vor allem durch das „Prinzip der Konnexionen" das Prinzip des „Gleichgewichts" und das der „Wahlverwandtschaft der organischen Elemente"

(affinité élective des éléments organisques) zu ergänzen gewesen, wenn man wirklich einen klaren Einblick in Geoffroy's wissenschaftliche Bestrebungen hätte eröffnen wollen. Wir zweifeln gar nicht daran, daß Kohlbrugge von diesen Dingen gründliche Kenntnis hat. Aber ob jeder Leser sie auch hat, ob also wirklich jedem Leser nun die Möglichkeit eines sachlichen Urteils über den großen französischen Morphologen geboten wird – das möchten wir nach Lektüre Kohlbrugge's bezweifeln. Die allgemein verbreitete Ansicht über Geoffroy's Bedeutung war bis vor kurzem die, daß er einer der ersten Verteidiger der Abstammungslehre gewesen sei und die Veränderlichkeit der Arten gelehrt habe. Diesem Urteil ist im Jahre 1912 Rauther in einer sehr wichtigen Abhandlung (1912) entgegengetreten. Kohlbrugge's Schrift ist wohl vor dem Erscheinen der Rauther'schen Arbeit entstanden, zum mindesten gleichzeitig mit ihr, so daß Kohlbrugge zu Rauther's Urteilen sich nicht zu äußern in der Lage war. Rauther geht aber gerade auf Geoffroy's Prinzipien sehr gründlich ein und mißt ihnen einen hohen Wert bei. Da nun in der Ablehnung der Annahme, daß deszendenztheoretische Gedanken bei Geoffroy eine irgendwie maßgebende Rolle gespielt hätten, Rauther und Kohlbrugge durchaus übereinstimmen, so ist es um so auffälliger, daß Kohlbrugge im übrigen Geoffroy so wenig gerecht werden kann. Freilich vermißt man auch bei Rauther das wirklich entscheidende Wort, das allein die Bedeutung Geoffroy's für uns endgültig und klar feststellen kann. Es ist dieses, daß wenn auch nicht dem Worte, so doch dem Sinne nach Geoffroy unbestritten der Schöpfer des modernen Homologiebegriffes gewesen ist, eines Begriffes, der wie kein Zweiter befruchtend auf die Entwicklung der vergleichenden Anatomie gewirkt hat, ja bis auf den heutigen Tag ihr oberstes und wichtigstes Prinzip geblieben ist. Wenn auch Geoffroy nur einmal das Wort „Homologie" gebraucht (vgl. Spemann 1915, p. 65), so bildet doch gerade die Unabhängigkeit, in der er seine „analogen" Teile von jeder funktionellen Gleichwertigkeit halten will, das Fundament seiner Lehre und zugleich einen äußerst wichtigen Kontroverspunkt in seinem Streit mit Cuvier. Davon erfahren wir aber bei Kohlbrugge nicht ein Wort. Von allen Vorgängern Geoffroy's hatte sich nur Vicq d'Azyr bis zu einem gewissen Grade von der physiologischen Vergleichung frei machen können. Er, Geoffroy, tat diesen außerordentlich folgenreichen Schritt, wie meines Wissens zuerst Owen (1848), später besonders O. Schmidt (1855) anerkannt hat. Nach genau hundert Jahren muß man Geoffroy's Auffassung, daß die Homologie auf Topographie zu begründen sei, mehr beipflichten als je, nachdem sich der Versuch, Homologie allein auf gleiche Abstammung zu begründen, als unmöglich erwiesen hat. (Vgl. auch Spemann 1915, p. 76ff.)

Hiermit gewinnt nun aber auch die zweite Frage ein bedeutsameres Aussehen, warum Goethe in Geoffroy seinen „Alliierten" gesehen habe. Gewiß hat Kohlbrugge recht, wenn er die philosophische oder teleologische Art, die Natur zu erklären, als beiden Denkern gemeinsam bezeichnet. Aber tiefer dringt doch in Goethe's Morphologie die Überlegung ein, daß er, Goethe und kein anderer im Jahre 1790 zuerst den späteren, Geoffroy'schen Gedanken verkündet hat, daß die Annahme übereinstimmender Lagebeziehungen eines Teiles zu allen anderen Teilen ein heuristisches Prinzip allerersten Ranges für die vergleichende Anatomie bilde. Dies wird auch Kohlbrugge ohne weiteres zuzugeben geneigt sein, so gering er auch im übrigen Goethe's Leistungen als Naturforscher einschätzt. Mag Kohlbrugge auch mit vollem Recht darauf aufmerksam machen, daß Goethe das Os intermaxillare beim Menschen nicht „entdeckt" hat, so streift er mit keinem Worte die Frage, was denn nun die früheren „Entdecker" dieses Knochens daraus für Konsequenzen gezogen haben und andererseits was denn Kamper, Blumenbach und Sömmering aus ihrer Ableugnung des Goethe'schen Fundes für Konsequenzen hätten ziehen müssen, wenn sie solche hätten ziehen wollen.

Es scheint mir hiernach wohl berechtigt, noch einmal den Blick auf jenen bedeutsamen Akademiestreit zu richten. Es leiten so viele Fäden aus jener Zeit in unsere hinüber — Probleme die später aufgetaucht sind, erinnern so lebhaft an die, um welche jener Streit entbrannt war, daß wir auch für die Gegenwart manches Wichtige daraus ableiten zu können glauben. Es soll im folgenden zunächst ein kurzer Überblick über die naturphilosophische Gesamtlage jener Zeit (I), sodann eine Darstellung des Streites selbst gegeben werden (II). Hierbei werden wir die chronologische Vorführung seiner einzelnen Phasen (II^a) von einer Beurteilung der Vorgänge (II^b) trennen. Im Schlußabschnitt (III) werden wir dann den Streit in seiner Bedeutung für die Nachwelt zu würdigen versuchen.

I. Die naturphilosophische Gesamtlage um das Jahr 1830.

Über die naturphilosophische Gesamtlage jener Zeit belehrt uns Kohlbrugge selbst auf S. 63ff. seiner Abhandlung. Er sondert die physiko-teleologische Richtung, die, wie er sagt, von der Naturforschung allseitig verworfen wurde, von den Ansichten der Naturforschung selbst und unterscheidet bei diesen die supranaturalistisch-vitalistisch-teleologische Richtung von der „exakten" Forschungsmethode. Zu denen, die jenen Ansichten huldigten, rechnet er vor allem Geoffroy und Goethe, deren Naturerklärung beruhe, wie er meint, auf der Annahme psychisch wirkender Naturgesetze, die wie die Gedanken im Geist des Künstlers die Kunst-

werke, so als bewirkende Gedanken im Geiste der „Gottnatur“ die organischen Formen hervorriefen. Diese zwecktätigen Naturgesetze seien von der anderen Richtung deshalb verworfen worden, weil man von ihnen keine Lösung schwebender Fragen erwartete. Der Anhänger dieser „exakten“ Methode, z. B. Newton und Cuvier ließ „den übrigens unbestrittenen vitalistischen, kreativen Ursprung aller Dinge bei seinen Forschungen zur Seite, wie gläubig er auch sonst im Privatleben war (Newton) und suchte zur Erklärung der Erscheinungen nach Naturgesetzen, ohne auf deren Ursprung weiter einzugehen. Solche Gesetze sollten mechanisch wirken, wenn auch ihr Ursprung ein vitalistischer war. So faßte auch ein Cuvier seine Stellung als Naturforscher auf, und mit ihm die ganze konkret zu nennende Schule“.

Die Gegenüberstellung ist, wenn sie richtiger begründet würde, wohl zutreffend; mit der von Kohlbrugge gegebenen Begründung kann sie aber nicht als besonders glücklich oder beweisend angesehen werden. Kann Cuvier's Methode — die ja natürlich im engeren Sinne ein unvergängliches Beispiel exakter Naturforschung ist — wirklich derjenigen Geoffroy's gegenüber antithetisch als „exakt“ bezeichnet werden? Das ist die Frage. Richtig ist in diesem Zusammenhang lediglich die Heranziehung Newtons; aber wir wissen, daß in den anorganischen Naturwissenschaften bereits damals überhaupt keine andere Forschungsmethode als zulässig gelten konnte. War das denn aber damals für die „biologischen“ Wissenschaften bereits auch so? Das würde doch nur zu bejahen sein, wenn Kohlbrugge an den Materialismus dächte, der ja wie bekannt, so alt ist, wie es überhaupt Naturbetrachtung giebt. Vielleicht waren die größten und konsequentesten Materialisten die miletischen Naturphilosophen,, die den Kosmos nach den Gesetzen der menschlichen Physiogie, soweit sie ihnen bekannt waren, erklärten (vgl. Heidel 1911). Grade Kohlbrugge (p. 62) erkennt an. daß die Schule Lamettries und Holbach's „im ersten Drittel des 19. Jahrhunderts allen Einfluß verloren“ hatte und daß, wie wir selbst hinzufügen wollen, erst in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts das Bestreben als wesentlich anerkannt wurde, das organische Leben mechanistisch zu beurteilen. Bis auf den heutigen Tag aber laufen neben dieser Naturerklärung, die wir doch einzig „exakt“ nennen können, zahlreiche andere einher und erst im biologischen Experiment, in der Erblichkeitsforschung, in der Entwicklungsmechanik haben wir wirklich „exakte“ Forschungsmethoden vor uns.

Gehörte nun Cuvier in diese Richtung hinein? hat er derartige Erklärungen wirklich versucht? Wir antworten: nein. Kohlbrugge sagt: „So wie man mit solchen Naturgesetzen, die mühsam aus den Tatsachen abstrahiert werden mußten, nicht

weiter auskam, machte man einfach halt mit den Worten: „Das können wir nicht wissen, das liegt außerhalb des Forschungskreises." Ob Kohlbrugge hierbei an „Gesetze" wie das der „Mannigfaltigkeit", der „Einheit" und der „Reduktion" denkt, wie sie Cuvier's großer deutscher Mitarbeiter Meckel (1821—31, Bd. I, p. VIII/IX, 8/9 u. s. w.) lehrte? Oder an die Gesetze, daß sich die Tiere im Zusammenhang mit der Umgebung durch spezifischer Affinitäten der Ernährung umbildeten, wie es Treviranus lehrte? Oder an Lamarck's psychische Faktoren? Es sind dies alles „Gesetze" nicht schlechter und besser als Goethe's „Variations- und Spezifikationstrieb", Blumenbach's „Bildungstrieb" Geoffroy's Gesetz des „soi pous soi" und Cuvier's Gesetze der Erdkatastrophen und Tierwanderungen.

Ich glaube daher nicht, daß es möglich ist, den Unterschied zwischen Geoffroy's und Cuvier's Methode grade im Mangel oder im Vorhandensein der „Exaktheit" zu suchen, sondern nur darin, worin ihn schon Goethe und später C. E. v. Baer gesehen haben, in dem Verzicht Cuvier's auf die Kombination der Tatsachen. Daher kommt Cuvier so wenig wie Meckel, K. Fr. Wolf, Pander und v. Baer in Betracht, wenn wir von Naturphilosophie handeln. Diese Forscher trieben keine Philosophie, sondern lebten der Beobachtung und „Reflexion". Cuvier beschränkte sich auf die Beobachtung, Geoffroy, der ebensogut beobachtete, nicht. Deswegen wird der eine aber nicht zum exakten, der andere zum unexakten Forscher. Denn hinsichtlich der Beobachtung gab und gibt es keine exakten und unexakten Forscher. Mit der unexakten Beobachtung hört ja die Wissenschaft auf[1]).

Hinsichtlich der naturphilosophischen Verknüpfung nun zeigen sich uns von den Theoretikern der damaligen Zeit vier Wege beschritten.

1. Sowohl Geoffroy als auch Lamarck haben eine „Philosophie Zoologique" geschrieben. Alles, was sich der unmittelbaren Beobachtung entzog, war damals in dem Begriff der „Philosophie" einbegriffen. Dies spricht am deutlichsten dafür, daß keiner von ihnen geglaubt hatte, eine wirkliche kausale Erklärung für den Zusammenhang der Organismen zu geben. Geoffroy stand mit seinem Erklärungversuch durchaus auf dem idealistisch-evolutionistischen Standpunkt seiner Vorgänger Buffon und Vicq d'Azyr. Dieser Standpunkt selbst aber fand seinen Urgrund in dem Gedanken des einheitlichen Seins, wie er sich im Altertum im

1) Ich möchte dies betonen, weil ich nach p. 69 den Eindruck habe, als ob Kohlbrugge Geoffroy jedes Verdienst als Beobachter absprechen und ihm lediglich die philosophische Verarbeitung der Befunde Cuviers zusprechen möchte. Zum mindesten scheint K. die mannigfachen Arbeiten G.'s auf deskriptiven und systematischem Gebiete (s. Michaud) ganz gering zu bewerten.

Eleatismus ausgebildet hatte. Die Leugnung des „Werdens", die Ansicht, daß nur das „Sein" wahrhaft, nur von ihm ein (philosophisches) Wissen (ἐπιστήμη) möglich, von allem Werden, dem Schein, dagegen nur ein Scheinwissen (δόξα) möglich sei, hat sich seitdem auch in der abendländischen Denkweise immer wieder durchzusetzen versucht. Im Platonismus empfing sie durch die Ideenlehre eine ganz einzige Fassung, die teils durch Plato's widerspruchsvolle Darstellung selbst, teils durch Aristoteles falsche Wiedergabe zu den merkwürdigsten Verirrungen geführt hat. Der Dualismus zwischen Wesen an sich und Erscheinung fand mannigfache Ausgänge. Gänzlich ungelöst blieb er bei Schelling's Lehre von der Weltseele und ihren Verkörperungen in einzelnen Sphären. Spinoza's Pantheismus sah im Denken und in der Ausdehnung nur Attribute der göttlichen Substanz und kehrte damit nahezu zum vorplatonischen Eleatismus zurück. Leibniz band Denken und Ausdehnung an die Monaden und wurde dadurch der Vater der mathematisch gedachten Kontinuitätslehre, die in Bonnet ihren naturwissenschaftlichen Hauptvertreter fand. All diesen Systemen wohnte der Grundgedanke inne, daß — naturwissenschaftlich gesprochen — das „Werden" ein relativer Prozeß sei, nur Teilerscheinung eines gegebenen Ganzen, sei es, daß man sich dieses als eine Unendlichkeit unendlich fein abgestufter Einheiten (Kontinuität) vorstellte oder als eine ideelle Einheit, deren realer Abglanz die Einzelformen waren. Eine eigentliche phylogenetische „Entwicklung" im epigenetischen Sinne gab es für diese Vorstellung nicht. Ontogenetisch führte dieser Gedanke zur Einschachtelungslehre; für die vergleichende Anatomie aber zur Phylopräformation. Letztere lag den vergleichend-anatomischen Betrachtungen Buffon's, Vicq d'Azyr's und vor allem Geoffroy's zugrunde. Hier handelte es sich niemals um die Annahme einer realen Umbildung, einer Abstammung von einer „Stammform". Was damals als „Ausgang" angesehen wurde, waren die „Urformen", die nicht wie die späteren „Stammformen" Personifikationen eines systematischen Begriffes waren, einer Kategorie des Systems, sondern in Wirklichkeit platonische Ideen. Sie konnten nicht durch Analyse, sondern nur durch Synthese gewonnen werden. Die „Urform" der Nagetiere war kein „Prorodentier", sondern eine symbolische Form, die in sich die Charaktere aller Nagetiere vereinigen sollte; die Organisation aller Nagetiere war präformiert; die einzelnen Nagetiere verhielten sich zu dieser Urform, wie die Spezialfälle zum Gesetz. Daher ist beim Verständnis aller hierauf basierender Erklärungen jeder Gedanke an eine reale Entwicklung auszuschalten. Kamper verwandelte durch Kreidestriche ein Skelett in ein anderes, ohne zu behaupten, daß eines vom anderen „abstamme"; Vicq d'Azyr „sieht" mit seinem geistigen Auge, indem er den Blick über die mannigfachen Formen hinweg-

gleiten läßt, eine Bewegung der Organe im Reiche der Organismen. Geoffroy „sieht" ebenso den Rumpf sich verkürzen, das Sternum „wandern." Im Begriff des Typus war eben der der Beweglichkeit bereits einbegriffen (O. Schmid). Die damals weit verbreitete und oft bekämpfte Vorstellung, daß Wirbeltiere auf dem Rücken laufende Insekten wären, so falsch sie war, darf uns doch nicht zu dem irrigen Glauben veranlassen, als sei es Prinzip gewesen, die Wirbeltiere von Insekten „abstammen" zu lassen. War es auch falsch, daß ein Wirbeltier über den Rücken zusammengefaltet eine Salpe ergäbe, so dachte doch niemand daran, Wirbeltiere von Salpen herstammen zu lassen. So falsch also auch die Vergleiche waren — die heutige Zeit muß so gerecht sein, nicht in die damalige hineintragen und hineindenken zu wollen, was erst unsere Zeit konsequent durchgedacht hat.

Diese Urformenlehre, ein seltsames Kompromiß zwischen realer Anschaulichkeit und geistigem Anschauen wurde als Lehre von der „Einheit des Bauplans" ausgesprochen: bekannt ist es, daß Goethe einen großen Mangel darin gesehen hat, daß Geoffroy's Sprache nur von „Composition" und „Materiaux" zu sagen wußte, wo eigentlich von den tiefsten Geheimnissen der Organisation des Lebendigen die Rede war. Das ist in der Tat auch der schwierigste Punkt, von dem alles Verständnis, wie alle Gegnerschaft ausgeht: die Organisation. Ist sie etwas Gewordenes oder etwas Gegebenes? Bildet sich etwas neu oder ist alles neu Erscheinende nur Umbildung des Vorhandenen? Letzteres war Geoffroy's und der ihm Gleichgesinnten Grundüberzeugung, so unvollkommen sie auch durch „Composition" sprachlich ausgedrückt wird, ja so sehr sie grade dadurch ins Gegenteil verkehrt wird. Und ist es denn nun wirklich richtig, was Kohlbrugge S. 82 seiner Schrift sagt: „Die einfache Frage war: Darf der exakte Naturforscher, der Morphologe behaupten, daß alle Tiere nach einem Plane gebaut sind? Dann antwortete Cuvier und mit ihm jeder moderne Naturforscher „Nein"." — Cuvier konnte so antworten: aber jeder moderne Naturforscher? Wissen wir nicht heute viel besser als es Geoffroy und seine Zeit erfahren konnte, daß dies doch der Fall ist? Daß in der Gastraeatheorie Haeckel's einer der großartigsten und gewaltigsten Gedanken der Naturwissenschaft, die alte Lehre von der Unité de plan zum Gemeinbesitz aller „modernen" Naturforscher geworden ist, rechtfertigt gewiß grade das tastende Suchen jener älteren Zeit. Und wenn wir auch C. E. v. Baer als einen unserer großen Geister verehren, so wollen wir doch nicht ohne weiteres jener Entsagung das Wort reden, die er bei Geoffroy vermißt hat, wenn er ihm schuld gibt (l. c. p. 255) er hätte seine Sehnsucht nach Vereinheitlichung unterdrücken sollen, weil sie nicht mit voller Klarheit befriedigt werden und nur nebelhafte Vorstellungen er-

zeugen konnte, die man dann für wirkliche Einsicht gehalten hätte. Historisch denken heißt: in jeder Erscheinung der Gegenwart die Wirkung eines Momentes der Vergangenheit erkennen. Und festzustellen, wieviel Keime der naturphilosophischen Zeit erst zur Zeit des Darwinismus aufgegangen sind, wie gewisse große und wichtige Probleme von heute (z. B. Archipterygiumtheorie, Reichert'sche Theorie, Theorien der Osteo- und Chondrogenese) unmittelbar aus jener, jetzt so gern unterschätzten Zeit herausgewachsen sind, das ist eine besondere Aufgabe, zu deren Lösung man Fachmann und Historiker zugleich sein muß.

Wir kommen darauf später zurück und wenden uns zu einem weiteren Punkte jenes idealistisch-evolutionistischen Programmes. Wie nämlich, fragen wir, wurde denn jene Einheit des Planes in der Praxis methodisch untersucht? Hier kommen wir auf den bereits in der Einleitung erwähnten Umstand, daß diese praktische Untersuchung Geoffroy zu nichts Geringeren hinführte, als zur Feststellung des Homologiebegriffes. Daß alle Organismen — sagen wir zunächst innerhalb der Wirbeltiere — aus denselben Elementen gebaut sind und daß jedes Element zu allen anderen Elementen innerhalb des Organismus in der gleichen unveränderlichen, topographischen Beziehung steht, ist eine Erkenntnis, die wir Geoffroy St.-Hilaire verdanken. Daran ist nichts zu deuteln und zu drehen. Es ist meiner Ansicht nach ganz und gar irreführend, wenn Kohlbrugge sagt (p. 82), daß 1830 noch die Möglichkeit bestanden habe, „Analogie" mit Ähnlichkeit zu übersetzen und daß man dann auch „den Mond mit dem Teller" vergleichen könne, weil beide rund sind. Wie man Analogie übersetzen konnte, darum handelt es sich ja gar nicht, sondern darum, aus Geoffroys Werken festzustellen, wie er es verstanden hat und verstanden wissen wollte. Aus seinem Hauptwerk (1818) geht aber so klar wie nur irgend etwas hervor, daß er eben nicht diese äußerliche „Ähnlichkeit" gemeint hat; geht er doch stets grade darauf aus, zu zeigen, wie die homologen Stücke des Visceralskelettes, des Schultergürtels u. s. w. gestaltlich einander höchst unähnlich werden und doch essentiell die gleichen bleiben. Owens Verdienst besteht nicht darin, diese Gleichheit trotz der Unähnlichkeiten erst unterschieden, sondern für die essentielle Gleichheit einen bestimmten Terminus, eben den der „Homologie" eingeführt zu haben, wobei er sich ja selbst auf Geoffroy St.-Hilaire beruft. Beweis für Geoffroys Tiefblick ist doch die Tatsache, daß — neben vielem Irrigen — von ihm z. B. die Homologie der Tuba auditiva und des äußeren Gehörgangs mit der ersten Kiemenspalte der Fische erkannt, manche Homologie der Elemente des Schultergürtels richtig gedeutet worden ist, die rudimentäre Bezahnung der Wale entdeckt und dadurch Fragen angeregt worden sind, die erst später durch ent-

wicklungsgeschichtliche Untersuchungen richtig beantwortet werden konnten, wie also z. B. die nach der Homologie der Gehörknöchelchen oder des Operkularskelettes. Wenn er fragte: genügt die Wirbeltierorganisation um zweierlei Typen der Respirationsorgane hervorzubringen — so ist diese Frage echt wissenschaftlich exakt und gründlich durch alle späteren Entdeckungen gerechtfertigt — wenn gleich er selbst die exakte Antwort auf diese Frage noch nicht zu geben vermochte. Wer ihn deswegen tadelt, der könnte auch die alten alexandrinischen Geographen wegen ihrer Landkarten tadeln, oder Columbus wegen seiner Unkenntnis darüber, daß er Amerika entdeckt habe.

Soviel über diese idealistisch-evolutionistische Richtung der damaligen Naturphilosophie.

2. Eine realistisch-epigenetische lebte gleichzeitig in Erasmus Darwin und Lamarck. Auch Lamarck hat eine „Philosophie Zoologique" geschrieben und es ist mir auffällig, daß Kohlbrugge für diese „Philosophie" anscheinend kein Wort des Tadels hat. Denn auch Lamarck hat die Tatsachen, die er beobachtet hat, durch eine Theorie verbunden, die aber so seltsam war, daß sie sich keiner der damals naturwissenschaftlich maßgebenden Männer zu eigen gemacht hat. Mochten sie sonst sich befehden — mochten sie den verschiedensten Richtungen angehören: Cuvier, Geoffroy, Goethe, v. Baer — sie haben sie alle abgelehnt. In seiner Zeit und später (Meckel, Rathke, Joh. Müller, Reichert) ist sie völlig vergessen worden. Wenn nun Plate (1913 p. 594) den „mechanischen" vom „vitalistischen" Lamarckismus sondern und jenem allein naturwissenschaftliches Bürgerrecht zusprechen will, mit der Behauptung (p. 593 Anm.) Lamarck würde heute den vitalistischen Teil seiner Thesen aufgeben — so ist daran natürlich soviel richtig, daß heutzutage, wo im Selektionsprinzip ein damals unbekanntes Moment als wirksam angesehen wird, der „Psycholamarckismus" nicht unbedingt erforderlich ist, wenngleich er in dem abgekürzten Sprachgebrauch der heutigen Naturphilosophie fast überall wiederkehrt (also z. B., wenn versichert wird, die Perissodactylier „mußten„ die seitlichen Zehen zurückbilden, um flüchtiger werden zu können u. a m.) Für die damalige Zeit aber, die eben das Selektionsprinzip nicht hatte, wäre der Lamarckismus ohne sein psychistisches Prinzip überhaupt sinnlos gewesen und wäre reduziert worden zu demjenigen, was man schon lange kannte, der Umbildung der Formen nämlich durch den Monde ambiant. Das aber war kein Lamarckismus und war auch mehr oder weniger hier und da akzeptiert worden. An Plate's Zweiteilung scheint mir aber auch das nicht richtig, daß er den „mechanistischen" d. h. den „Funktionslamarckismus" überhaupt als etwas unabhängig vom Psycholamarckismus Gültiges auffassen möchte. Wenn Plate (p. 592 Anm.) die beiden

wichtigen Gesetze von der funktionellen Anpassung und Vererbung wörtlich zitiert (cf. Lamarck 1809, Bd. I p. 235), so übersieht er, daß kurz vorher (l. c. p. 234) Lamarck selbst die „véritable ordre de choses" in der Reihenfolge sieht: 1. Wechsel der äußeren Umstände und Wechsel der Bedürfnisse. 2. Wechselnde Bedürfnisse, neue Aktionen um sie zu befriedigen, und wechselnde Gewohnheiten. 3. Demzufolge entweder verstärkten Gebrauch vorher weniger gebrauchter Teile oder überhaupt Anwendung neuer Teile.

Für Lamarck ist also keineswegs etwa die gesteigerte Funktion vom „psychischen Faktor" unabhängig. Auch der sogenannte „Funktionslamarckismus" war damals keineswegs mechanistisch gedacht, sondern durch und durch psychisch-vitalistisch. Es bliebe also nur die Vererbung des Erworbenen auf die Nachkommen. Wenn auch Lamarck dies mit rührender Harmlosigkeit eine vérité „éminemment confirmée par les faits" nennt (p. 239), so wissen wir heute so gut, wie Lamarck's Zeitgenossen, daß eben grade das Gegenteil der Fall ist.

3. Es scheint mir nur durch diese psychisch-vitalistische Dogmatik Lamarck's überhaupt erklärlich zu sein, daß seine Lehren so geringen Beifall fanden. Die Annahme einer „Deszendenz" und einer „Veränderlichkeit der Art" ohne jenen psychischen Faktor war nämlich weit verbreitet; diese Lehren galten aber keineswegs als „Lamarckismus", ja spielten überhaupt eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle. Diese Kombination von idealistisch-evolutionistischer Naturerklärung und gleichzeitiger Annahme einer Arteninkonstanz verleiht den Anschauungen jener Periode etwas ganz besonders Schwankendes. Die Kombination ist aber vorhanden und ist soweit ich sehe bisher nicht, auch nicht bei Kohlbrugge, richtig gewürdigt worden. Nirgends nämlich, selbst in einem Werke wie Pander und d'Altons vergleichender Osteologie der Säugetiere, in dem Lamarck's Lehre ziemlich rein erscheint, spielt die „Abstammung" eine Rolle als Erklärungsprinzip für die beobachtete Ähnlichkeit der Formen. Es ist das ein Gedankengang, in den wir uns heute nur schwer hineinversetzen können und für den Faust's Wort an seinen rührigen Famulus ganz besonders gilt, „daß die Zeiten der Vergangenheit uns ein Buch mit sieben Siegeln" seien. Man hört es oft, daß jene erste Blütezeit der Morphologie nur das „erlösende Wort: Deszendenz" nicht besessen habe, um alle Deutungen ihrer eigenen Forschungergebnisse im Sinne der späteren Zeit schon vorweg nehmen zu können. Das ist aber, wie schon Spemann sehr richtig gesagt hat, ganz unzutreffend. Das Gegenteil ist richtig; man hatte dieses „erlösende Wort" — aber man wußte nichs damit zu beginnen. Es lag das daran, daß im allgemeinen die Abstammung der Tiere voneinander, wo sie angenommen wurde, nur als Ausdruck der „Generation",

d. h. des ununterbrochenen vegetativen Lebens, galt. Sie war gleichsam nur ein anderer Ausdruck für den Zusammenhang zwischen physiologischen Vorgängen und Einwirkungen der Umwelt. Ihr übergeordnet war aber die, solchen Einwirkungen nicht zugängliche Organisation, die vom Bildungstriebe beherrscht feste Pläne innehielt. Während wir heute die „Verwandtschaft" in dem erblicken, was durch die Generation übertragen wird, sah man damals die „Verwandtschaft" grade in dem, was nicht durch Übertragung vermittelt wurde, sondern was unabhängig davon gegeben war. Die Generation führte zu Umbildungen nur innerhalb des Typischen. Das Typische aber war nicht entstanden, sondern galt in vollem Umfange als erschaffen. Zwischen den beiden Polen, dem Lamarckismus und — so zu sagen — Linnéismus gab es also eine mannigfache Abstufung der Vorstellungen. Ließ Cuvier die Spezies, Linné die Genera als erschaffen gelten, so sah z. B. Vogt die Familien, Treviranus die Urformen der großen Tierklassen als „erzeugt" an. Die Familien- oder Klassentypen galten als unveränderlich, und innerhalb ihrer nahm man dann Abstammung und Veränderlichkeit der Formen an. Indem Erasmus Darwin und Lamarck die Urzeugung an den Ausgang aller Formen verlegten, räumten sie der Abstammung den weitesten Einfluß auf die Entstehung von Verschiedenheiten ein, der überhaupt denkbar ist.

Besonders bei Geoffroy St.-Hilaire spielt diese Kombination von Typenlehre und Abstammung zwar nicht sachlich, aber historisch eine bedeutsame Rolle. Schon gegen Ende der zwanziger Jahre traten bei ihm diese deszendenztheoretischen Gedanken hervor. Sie verdichteten sich im Jahre 1831 zu ansehnlicher Gestalt. Neuerdings haben sich Rauther und Kohlbrugge mit dieser Frage beschäftigt, sind aber, wie ich meine, in der Erklärung ihrer Bedeutung nicht glücklich gewesen. Da andererseits grade deswegen Geoffroy als einer der ersten „Darwinisten" gilt und sogar behauptet wird, er habe vor der Akademie gegen Cuvier die Abstammungslehre verteidigt, wird es notwendig sein, der Frage einige Worte zu widmen. Man muß sich dabei gegenwärtig halten, daß Schelling (1798) mit seiner Lehre von der „Weltseele" einen ganz unheilvollen Einfluß ausgeübt hat. Treviranus übersetzte (1802) diese Philosophie ins Naturphilosophische und schuf daraus den „grenzenlosen Organismus" des Ganzen, des Weltalls. In diesem „allgemeinen Organismus" bildet das Reich der lebenden Organismen wiederum nur ein Glied. Darin entstanden durch Urzeugung einfachste Organismen, nämlich die Urformen der höheren Klassen, aus denen alle Organismen dieser Klassen durch allmähliche Entwicklung entstanden seien. Hieraus bildete Geoffroy später seine „Échelle Zoologique" (1831, p. 67), der er die „Rapports naturelles" gegenüberstellte. Es gab für ihn nun eine Philosophie dieser

Rapports naturelles und unabhängig davon eine Philosophie jener échelle zoologique. Die Rapports naturelles bezogen sich auf die Analogie der Wesen, d. h. auf die Einheit des Planes. „Aus demselben Urgrund der Organisation entstehen die unähnlichsten Gestalten, die seltsamsten Kombinationen vollkommen und bis ins Unendliche variierter Gestalten." Es sind das die typischen Verschiedenheiten; sie gehören zum Wesen der Keime, und sind der Grund dafür, daß überall homologe Teile vorkommen, wenn auch in mannigfacher Abänderung ihrer Formen. Die Echelle Zoologique dagegen umfaßt die Verschiedenheiten, die durch Einwirkung der Außenwelt entstehen. Jene Verschiedenheiten beruhen „auf den Bedingungen und besonderen Verhältnissen der ersten Anlage der organischen Substanz — diese beruhen auf dem Umfang, in dem die Außenwelt einzuwirken vermag. Hierbei wird das lamarckistische Prinzip mehrmals scharf zurückgewiesen (l. c. p. 81 u. 85); es wird vielmehr merkwürdigerweise ganz im Sinne der uralten griechischen Physiologie (Heidel 1911) ein mystischer Einfluß der Ernährung und Respiration angenommen. Innerhalb dieser Umbildungen erscheint er in der Tat ganz modern. Er spricht von einem „Kampf der Umstände" (p. 67), der kontinuierlichen Abstammung der heute lebenden Tiere von untergegangenen Tieren der Vorwelt, langsamen Umbildungen, schädlichen und förderlichen Einflüssen u. s. f.

Darum, weil all dies mit großer Schärfe ausgesprochen ist, können wir Rauther nicht zustimmen, wenn er die transformistischen Gedanken Geoffroy's „Entgleisungen" nennt; wir können aber auch in Kohlbrugge's Tadel nicht einstimmen, daß Geoffroy seine darwinistisch-lamarckistischen Ideen nicht konsequent und stetig durchgebildet habe. Beides ist gleich falsch. Der Transformismus bei Geoffroy ist in seinen späteren Schriften keine „Entgleisung", sondern eine festbegründete Ansicht; aber es ist eine Ansicht, die überhaupt auch nicht mehr erklären soll, als die Mannigfaltigkeit innerhalb des gegebenen Typischen. Das spricht er mit aller wünschenswerten Klarheit aus (1831, p. 88 ff.). Das Gesetz der Analogien gilt, wie auch das der Konnexionen. Die Möglichkeit der Teile, sich zu veränndern, gibt die Möglichkeit zu Transformationen. Alle Veränderungen sind aber nur möglich innerhalb der Grenzen, die durch die „Konnexionen" und das „Balancement" gewährt werden.

Sehr einleuchtend ist es, wenn Rauther auf den Gegensatz hinweist, der grade hierdurch zwischen dem Transformismus Geoffroy's und dem Darwin's auftritt. Wir sind heute gewohnt, die Übereinstimmungen der Organisation nur in ihren Grundzügen zu fordern; je kleiner die Gruppen, desto verschiedener voneinander werden sie durch Divergenz der Entwicklung. Geoffroy dagegen kennt eine solche Divergenz nicht und will die Analogien für

alle, auch die kleinen Gruppen festgestellt wissen. Er folgt nicht einer anfänglichen Indifferenz in ihre zahllosen „Differenzierungen", sondern er nimmt — wie es zu jener Zeit auch ausgesprochen wurde — eine „ursprüngliche und gleichzeitige Verschiedenheit" (Pander und d'Alton, Goethe) an, die sich zwar noch metamorphosiert aber nicht weiter differenziert (vgl. Lubosch 1918).

4. Abseits von den bisher gekennzeichneten Stellungen treffen wir nun Goethe. Seine Ansichten über Bildung und Umbildung der organischen Formen haben vielleicht damals weniger Bedeutung gehabt als später, wo bei dem wachsenden Wert Goethes für die deutsche Kultur auch seine naturwissenschaftlichen Werke mit Recht als unsterbliche Zeugnisse seiner Denkungsart immer stärker gewirkt haben. Schon während seines Lebens wiesen Zeitgenossen auf den Inhalt seiner morphologischen Arbeiten hin; bald nach seinem Tode begannen Untersuchungen, Würdigungen, Erläuterungen aller Art, an denen sich die besten Naturforscher beteiligten. Mit dem Erscheinen der „Generellen Morphologie" Haeckel's begann eine zweite Periode der Goetheforschung, in der das Thema, ob Goethe „Darwinist" gewesen sei oder nicht, in zahlreichen Streitschriften erörtert wurde; als dann anfangs der 90er Jahre die Hinterlassenschaft Goethes im Weimarer Archiv der Forschung zugänglich gemacht worden war, trat man in eine weitere Periode ein, in der nun durch Forscher wie Steiner, Bliedner, v. Bardeleben und v. Wasielewski die Spezialerforschung der einzelnen Phasen von Goethe's morphologischer Arbeit durchgeführt wurde. Daneben entstanden Biographien und Sonderbetrachtungen, als deren wichtigste wir hier die von Simmel (1913, 2. Aufl. 1917) anführen möchten. Kaum sollte man meinen, daß bei der Fülle von Arbeiten noch unklar sein könnte, was Goethe als Morphologe bedeutet. Schon eine Schrift wie die Kohlbrugge's zeigt aber, daß diese Ansicht irrig ist. Sie ist ferner auch deswegen irrig, weil — vielleicht abgesehen einzig von Simmel's Werk — in der Tat nirgends mit kurzen Worten und klar zusammengefaßt dargestellt ist, was Goethe eigentlich für die Vergleichende Anatomie bedeutet hat und noch bedeutet.

Grade weil Goethe in dem Akademiestreit Partei genommen hat — ein für Goethe wie für die Beurteilung des Streites gleich gewichtiges Faktum —, ist es natürlich unerläßlich sich über jene Frage klar zu werden. Die in der Literatur darüber niedergelegten Ansichten sind folgende: 1. Man sah in ihm einen Vertreter der idealgenetisch-evolutionistischen Beurteilung der Organisation, etwa so, wie wir sie oben als die Geoffroy's wiedergegeben haben (z. B. Berthold, Owen, Joh. Müller, Helmholtz, Virchow, Kossmann, Sachs, Lewes, R. M. Meyer, Bliedner, Schneider, Rauther). 2. Man betonte besonders, daß er die Natur als Künstler, die Organismen als Kunstwerke mit dem Blick des Genius beurteilt

habe (z. B. Joh. Müller, Helmholtz, Virchow, Dubois-Reymond, Harpf u. a.). 3. Man sah in ihm einen echten Darwinisten (E. Haeckel, Kalischer, Dacqué). 4. Man fand in seinen morphologischen Werken die Spuren einer Entwicklung, mit zeitweilig mehr oder weniger vorwiegender Neigung zu deszendenztheoretischen Auffassungen (Magnus, v. Bardeleben, Steiner, v. Wasielewski). 5. Man erblickte in seinen Werken „Vorahnungen" künftiger naturphilosophischer Ideen (Helmholtz). Es hat endlich 6. auch nicht an Stimmen gefehlt, die Goethe's Werken jeden Wert für die Naturwissenschaft absprechen, weil ihm jede Fähigkeit zu exakter wissenschaftlicher Forschung fehlte (C. E. v. Baer, Dubois-Reymond-Kohlbrugge).

Man sieht, daß keine Möglichkeit außer acht gelassen ist; aber wie die Planeten ihren ewigen Gang gehen unbekümmert um alle Forschungen, die die Astronomen über ihre Beschaffenheit und ihre Bahnen anstellen, so wirkt unwandelbar Goethe's Morphologie auf jeden, der sich in sie versenkt, und besonders gilt das für die Morphologen selbst, mit der zwingenden Gewalt einer absolut wahren, klaren und unmißverständlichen Aussage. Woran liegt das? woran liegt es, daß alle jene Stimmen zugleich Recht haben und doch kein Einziger uns wirklich zu sagen vermochte, worin die große Bedeutung Goethe's liegt? Versuchen wir die Antwort zunächst dadurch vorzubereiten, daß wir ausführen wollen, was sich eingehender Versenkung in jene Werke erschlossen hat. Es ist ein großer Fehler wie er oft und bei den besten Autoren zu finden ist, an der Gestalt und in der Wirksamkeit des großen Meisters irgend eine Teilung vorzunehmen. Er ist so wenig „Dichter" in der Naturforschung, wie „Naturforscher" in seinen Dichtwerken — oder aber das eine so gut wie das andere. Es gibt auch nicht den Dichter neben dem Naturforscher, denn so gut wir ihn als „Dichter" in seinen Konzeptionen von der Wirbeltheorie des Schädels, der Metamorphose der Pflanzen, der Metamorphose der Tiere u. s. w. erkennen könnten, dürften wir ihn, was die psychologische Beurteilung und Darstellung seiner dramatischen Charaktere anlangt, doch auch einen echten Naturforscher nennen. Er ist eine Einheit, der es beschieden war, wie ähnlich vor ihm nur Plato, Alles, Menschen, Verhältnisse, Beziehungen, Organische Wesen und Anorganisches, Elemente und Kräfte mit leiblichem und geistigem Auge zugleich zu betrachten. Platonisch war der Hauptsache nach seine Beziehung zur Welt. Daher ist ihm eines seiner Hauptprobleme das, wie Sukzessives simultan sein könne. Den einzelnen Fall hieß er das Allgemeine: das Besondere sind ihm Millionen Fälle (XI. 127). Er bekennt sich zur Platonischen Idee; aber er gebraucht dafür vielfach das Wort „Phänomen" (die Phänomene, die wir anderen Fakta nennen" sagt er XI 38, 39). Es ist dies das charakteristischste

Wort in der gesamten naturwissenschaftlichen Terminologie Goethe's (z. B. VI. 221, XI. 38, XI. 103—105, XI. 111, XI. 140). Es ist in diesem Sinne eine völlige Neuschöpfung des Meisters, ein Synonym zwar des Wortes „Idee", wie um dessen abgeschliffene Urbedeutung wieder herzustellen, aber mit einer wundervollen Färbung die Aktivität der Natur (Phainomenon) gegenüber ihrer Passivität (Ideai) feststellend. Die reine Auffassung dieser „Phänomene, die andere Fakta nennen", — und ihre treue Beschreibung ist sein Ziel in der Naturbeschreibung. Nicht einen Organismus in Teile zerlegen, sondern zum Begriff eines lebendigen Wesens hindurchdringen will er (VIII. 69) und so unterscheidet er zwischen solchen Beobachtern (XIII. 84), denen es um das Leben zu tun ist und solchen, die durchdringen, feststellen, anordnen, beherrschen wollen (XIII. 84). Jenen gereichten sagt er, die Geheimnisse der Natur zu Freude und Trost, diesen zur Verlegenheit. Daß Goethe zwischen platonischer Idee und dem Begriff scharf und ganz klar unterschied, läßt sich durch mehrere Stellen belegen (XI. 56, XI. 158) und Harpf macht es sogar wahrscheinlich, daß Schopenhauer's Lehre von der willensfreien Erkenntnis der Ideen auf das lebendige Beispiel zurückzuführen sei, das Goethe dem jungen Philosophen im persönlichen Umgange gegeben habe. Ja Goethe ging soweit, für das Intellektuelle eine ähnliche Steigerung für möglich zu erachten, wie im Sittlichen; so wie sich der Mensch hier durch Glauben an Gott, Tugend und Unsterblichkeit in eine obere Region erheben und an das erste Wesen annähern könne, so — glaubte er — könne man sich auch durch Anschauen einer immer schaffenden Natur zur geistigen Teilnahme an ihren Produktionen würdig machen (XI. 55). Wenn Kant gelehrt hatte, daß der Versuch, die Zweckmäßigkeit kausal zu erklären, nur einem göttlichen Intellekt möglich sei und jeder Versuch dazu auf ein „gewagtes Abenteuer der Vernunft" hinauslaufe, so vermaß sich Goethe, dies Abenteuer zu bestehen, weil er eben seinen Intellekt in der Bahn einer solchen Steigerung tätig empfand; so kühn vertraute er auf die Kraft seiner Anschauung[2]). Nicht nur einige seiner Zeitgenossen, sondern vor allem Simmel hat in der Tat in Goethe's Anschauungskraft ein dem Kantischen Erkenntnisprinzip zwar entgegengesetztes, aber nicht minder berechtigtes erkennen wollen.

Sein und Werden sind nun wie für Plato auch für ihn die beiden Pole, um die sein Bemühen, die Phänomene zu beschreiben, schwankt. Wie sich Plato im „Parmenides" zu der Erkenntnis

2) Daß Kant die Versuche einer historischen Ableitung der Organismen voneinander als „gewagtes Abenteuer der Vernunft" bezeichnet und Goethe sich trotzdem zum Bestehen dieses Abenteuers entschlossen habe, ist eine Annahme, die auf irrtümlicher Deutung der Stelle bei Kant (1790 § 80) beruht. Sie und Goethe's Aufsatz (XI, 55) sind so zu verstehen wie oben angegeben.

durchringt, daß das „Sein" der Eleaten nur bei gleichzeitiger Geltung des Begriffes der Vielheit denkbar ist, so findet Goethe das gewaltige Wort: „Alles muß in Nichts zerfallen, wenn es im Sein beharren will" (XI. 266) und mit der „geprägten Form die lebend sich entwickelt" sind, wie Simmel sehr richtig betont, die beiden großen Gegensätze dicht aneinander gebracht, obwohl Goethe als Naturforscher zwischen beiden Gegensätzen eigentlich eine unüberbrückbare Kluft hätte sehen müssen (Simmel).

Die Gedanken über das „Sein" bilden den Inhalt seiner „Urformen"- oder Typenlehre; die Gedanken über das „Werden" enthält die Metamorphosenlehre; beide stehen in untrennbarer Verbindung, der Typus ist ohne die Metamorphose, die Metamorphose ohne etwas Typisches, das metamorphosiert wird, nicht zu denken. Die Wissenschaft dieser Einheit von Sein und Werden aber, wodurch die Organismen als Phänomene, als Seiendes und Werdendes also zugleich bezeichnet werden können, nennt Goethe „Gestaltenlehre" (Morphologie).

Was den „Typus" anbelangt, so ist es nun für Goethe ungemein bezeichnend, daß es ihm nicht genügte, ihn rein abstrakt zu fassen. Wohl ist auch in abstraktem Sinn davon vielfach die Rede und, da er Phänomene sieht, wo andere Fakta sehen; da ihm die Erscheinungen nicht weiter erklärungsbedürftig, sondern selbst bereits „die Lehre" sind — so mag zwischen seiner Ausdrucksweise und der wissenschaftlich allein zulässigen eine Disharmonie bestehen. Was ihm „anschaulich" dünkte und was er glaubte auch anderen als anschaulich begreiflich machen zu können — das war und ist für andere unter Umständen doch nur ein leeres Wort. Er sieht die Tierwelt oder eine Gruppe von Tieren oder ein einzelnes Tier als ein „Erscheinendes", ein lebendiges, wirkendes, in Tätigkeit und Leiden sich offenbarendes Etwas, das in innigen Beziehungen zur Umwelt steht. In diesen Gestalten, in ihren Proportionen, in der Länge der Gliedmaßen, in der Ausdehnung des Schwanzes offenbart sich eine Ökonomie; dies alles läßt sich nur im Kampfe mit der Sprache selbst wiedergeben; und er setzt sich schließlich dem Tadel des Mystizismus aus, wie ihn Kohlbrugge grade angesichts solcher Stellen nicht unterdrückt. Die Zusammenstellung solcher Äußerungen (VI. 226, VIII. 136, VIII. 224/25, VIII. 136, XIII. 230, VIII. 15, VIII. 240, VII. 228), ist aber wichtig, weil sie sich vom Jahre 1790 bis 1829, wo die „Spiraltendenz der Vegetation" entstand, hinerstrecken; es besteht also kein Anlaß, zu behaupten (Kohlbrugge p. 38 u. a.), Goethe sei erst später mehr und mehr in den „Mystizismus" hineingekommen. Was dem gemeinen Sinn als Mystizismus erscheint, ist eben nur die Inkommensurabilität zwischen dem Sein an sich und dem sprachlichen Ausdruck dafür. Nicht vom Horn des Ochsen, das in Krümmungen ausläuft, nicht von den grenzenlos wachsenden Krallen des Faultiers, nicht von dem eine

Unendlichkeit andeutenden Schwanz ist an den bekannten Stellen eigentlich die Rede, sondern von einem lebendigen Etwas, das sich unter der Gegenwirkung von Hemmungen den Weg zur Erscheinung erkämpft. In Schopenhauer's Sprache wäre das verständlicher und systematischer auszudrücken gewesen, wie dieser ja auch in seiner Kritik Lamarck's sagt (Werke Reclam Bd. III, S. 244). Lamarck hätte konsequenterweise ein Urtier, ohne alle Gestalt und Organe annehmen müssen — dies Urtier sei aber der Wille zum Leben, „jedoch ist er als solcher ein Metaphysisches, kein Physisches". — Das wußte oder fühlte Goethe. Es ist das meiner Überzeugung nach auch der Hauptgrund dafür, daß ihm die platt rationalistische Verquickung zwischen einem metaphysischen und einem physiologischen Prinzip, wie sie Lamarck's Naturphilosophie so ganz besonders kraß darbot, keinen Anlaß zu freudiger Teilnahme gewährte, nicht aber, wie Kohlbrugge meint, daß er sich von den seiner Typuslehre ungünstigen Theorien Lamarck's unkritisch und parteiisch abgewendet habe. Wenn aber nun andererseits viele seiner Zeitgenossen das, was er selbst aussprach, nicht als Versuch, etwas Irrationales in Worte zu fassen ansahen, sondern es für Naturgesetze ansahen und damit Wissenschaft trieben, so darf man ihn für diese Mißverständnisse nicht, wie es z. B. Sachs und Kohlbrugge tun, verantwortlich machen. Wann wäre es je die Pflicht des Genius gewesen, die Mitwelt in ihren törichten Mißverständnissen zu korrigieren!

Ohne hier auf die Geschichte der „Urform" bei Goethe einzugehen, sei was den Typus anlangt, zunächst grade der mehr allgemeinen Vorstellungen gedacht, die gemäß dem Ausgeführten bei Goethe darüber bestanden. Zwischen seinen Vorstellungen vom Typus und denen, zu welchen er schließlich in betreff des „Urtiers" ins Reine gekommen war („das Urtier — daß heißt denn doch die Idee des Tieres") — besteht kein wesentlicher Unterschied mehr. Der Typus ist ein „allgemeines Bild" der Säugetiere; er ist der Natur von der ewigen Notwendigkeit vorgeschrieben (nahezu wörtlich so, wie im Platonischen Timaeus Kapitel 48). „Der Typus muß für eine ganze Klasse so festgesetzt werden, daß er auf jedes Geschlecht und jede Gattung passe." Nirgends offenbart sich der unüberbrückbare Gegensatz zwischen Goethe's „Urform" und der modernen „Stammform" klarer. Die „Stammform" soll zu nichts „passen", sondern den zeitlichen Ausgang eines Umbildungsprozesses bilden; bei der „Urform" kommt hinwiederum kein „Ausgang" in Betracht, sondern jedes Geschlecht und jede Gattung ist in ihr bereits da; die Stammform ist Glied einer epigenetisch-transformistischen Reihe, die Urform ist präformistisch-universell gedacht. Die Stammform steht auf der Stufe der Indifferenz gegenüber differenteren Epigonen; die Urform ist in schärfster Differen-

zierung gedacht, die sich wohl noch metamorphosieren, aber nicht weiter differenzieren kann. Dies alles ist ganz ähnlich, wie wir es oben bei der Darstellung des Geoffroy'schen Standpunktes schildern konnten. Die Übereinstimmung ging aber noch weiter, insofern Goethe — wie in all diesem seltsamerweise 1795 und 1806 ganz unabhängig von Geoffroy und lange vor dessen Hauptwerk (1818) — das Gesetz des inneren Gleichgewichts ausgesprochen hat (1795). Er spricht von den „Rubriken des Etats", „den Bilanzen" der Natur, wonach es der Natur unmöglich sei, das innere Gesetz der Gestaltung zu durchrechen.

Von größter Bedeutung aber ist es nun, daß Goethe trotz alledem soweit Realist war, daß er seiner Typenlehre eine praktisch-anatomische Fassung gegeben hat. Hierauf haben wir oben bereits hingewiesen, als wir sagten, es sei bisher nicht gelungen, seine Bedeutung für die Vergleichende Anatomie mit kurzem, eindeutigem Worte zu charakterisieren. Wir versuchen dies, indem wir sagen: Er hat den metaphysischen Inhalt in ein Schema, eine Form gebracht, die es einerseits gestattet, jenen Inhalt unmittelbar sinnlich anzuschauen, andererseits aber erlaubt, ihn der empirischen Forschung dienstbar zu machen. Dies „Schema" hat denn auch der Forschung nicht nur gedient, sondern dient ihr bis auf den heutigen Tag. Grade in der Einfachheit, ja Einfalt dieses Schemas liegt Goethe's ganze Größe, und daß die Vergleichende Anatomie in diesem Schema die erste und wichtigste Grundlage für ihre Methodik empfangen hat, das möchte ich als Vergleichender Anatom einschränkungslos und vorbehaltlos aussprechen. Denn da dieses Schema schon 1790 aufgestellt worden ist, so kann auch von Vorgängern nicht die Rede sein, so weit auch Vicq d'Azyr schon in der Homologisierung der Organe vorgedrungen war (1787). Goethe's Gedanke war aus dem eigenen Bedürfnisse erwachsen, einer planlosen Vergleichung enthoben zu sein; so ordnete er die Knochen als senkrechte, die Tiere als horizontale Kolumne an und verlangte sorgfältige Durcharbeitung beider Kolumnen, um nichts zu vergessen und Verstecktes zu finden. Da solch ein Schema nur gewonnen werden konnte, wenn man zunächst einmal viele Tiere kannte, und da das am meisten studierte Tier schon damals der Mensch war, bei dem aber wiederum zahlreiche Elemente durch Verwachsungen ihre Selbständigkeit bereits eingebüßt hatten, so erklären sich leicht die beiden, so oft fälschlicherweise verallgemeinerten Grundsätze, die er (VIII. 73) bei der Erläuterung dieses Schemas ausspricht 1. daß das Einzelne nicht Muster des Ganzen sein könne und 2. daß der Mensch grade seiner Vollkommenheit wegen nicht als Muster der unvollkommenen Tiere aufgestellt werden dürfe (VIII. 10). Wie tief mußte die Überzeugung von der Einheit der Organisation in ihm sein, wenn er

dies Schema gradezu zum wichtigsten Bestandteil seiner Morphologie machte! Neben diesem Schema zur praktischen Anwendung tritt das Übersinnlich-Metaphysische fast ganz zurück. Immer wieder prägt er dem Leser ein, daß es ihm nur um Tabellen, Schemata zu tun sei (VIII. 17, VIII. 134, VIII. 226, VIII. 134). Bei deren Benutzung sehe man „die Gestalten ohne Beschwerde vor der Einbildungskraft" wechseln. Diese Überzeugung von der Einheit der Organisation ist nirgends tiefsinniger ausgesprochen als in den Worten „könnte man sich nur einen Augenblick denken, daß der Tränenknochen bei einem Tier fehle, so hieße das ebensoviel, als: der Stirnknochen könne sich mit dem Jochbein, das Jochbein mit dem Nasenbein verbinden und wirklich unmittelbar aneinandergrenzen, wodurch alle Begriffe von übereinstimmender Bildung aufgehoben würden" (VIII. 274). Hierin liegt das Gesetz der Konnexionen und der Analogien Geoffroy's ganz deutlich ausgesprochen, und es ist zu beachten, daß Göethe jenen Satz schon im Jahre 1790 geschrieben hat. Er also und kein anderer ist der Begründer der Homologielehre, wenn auch erst später Owen unter ausdrücklichem Hinweis auf ihn das Wort für sie geschaffen und ihre wissenschaftliche Durchbildung begonnen hat. Wie es möglich ist, angesichts dieser Leistung Goethe jede wissenschaftliche Bedeutung abzusprechen, bleibt neben vielem anderen in Kohlbrugge's Arbeit unbegreiflich. Wo die Grenze für seine wissenschaftliche Leistung lag, werden wir sogleich noch anzudeuten haben.

Über die Metamorphosenlehre hier zu sprechen würde zu weit führen; es ist auch insofern weniger nötig, als über ihre Bedeutung bei Goethe keine wesentlichen Unklarheiten bestehen. Nur gegen die Auffassung muß Einspruch erhoben werden, daß, wie Kohlbrugge anzudeuten scheint, Goethe zwischen der Metamorphose innerhalb eines Organismus (simultane fortschreitende) und der der Tiere ineinander (simultane generelle, vergleichende-anatomische) überhaupt nicht unterschieden habe. Über die schwankende Anwendung des Wortes, das bald eine reale Umwandlung, bald eine Stellvertretung bezeichnet, ist oft und gründlich geschrieben worden (vgl. vor allem Kirchhoff und Bliedner). Was die vergleichend-anatomische Metamorphose anbelangt, so hat sie Goethe wie seine ganze Zeit, stets im idealistisch-evolutionistischen Sinne aufgefaßt.

Wie nun schon oben bei Erörterung von Geoffroy's Ideen des Hineinragens eines echt transformistischen Elementes zu gedenken war, so muß dies auch jetzt bei Goethe geschehen, Während sich aber Geoffroy, wie wir zu zeigen versucht haben, in systematischer Weise um die Verschmelzung beider heterogener Elemente — nicht zum Besten seines Systems — bemüht

hat, hat Goethe sie unvermittelt nebeneinderbestehen lassen. Die Annahme freilich, daß Goethe phylogenetischen Vorstellungen gehuldigt habe, muß nach abermaliger eingehender Sichtung des ganzen Materiales, die ich mir habe angelegen sein lassen, als gänzlich falsch und hinfällig bezeichnet werden. Dagegen hat Goethe die Frage nach der Veränderlichkeit der Organismen, wenn er sie auch nur auf Rassenbildung wirken ließ und an mehreren Stellen die Konstanz der Arten ausdrücklich anerkannte, doch nicht nur in diesem begrenzten Sinne der Rassenbildung aufgefaßt. Was ihm klar war, war das Eine, daß hier ein ungeheures Problem verborgen lag. Er hat es nicht lösen können, hat es vielleicht auch für unlösbar gehalten. Manche Stellen seiner Werke, vor allem die Varianten, die sich in den verschiedenen Redaktionen der „Geschichte seines botanischen Studiums" finden, sprechen dafür, daß er der Artenkonstanz innerlich sehr skeptisch gegenüberstand. Warum aber gerade für ihn diese Frage nicht brennend war, warum insbesondere für ihn nie ein Anlaß vorlag, den Versuch zu machen, Heterogenes systematisch wie Geoffroy zu vereinigen, das liegt in seinem Verhältnis zur exakten Wissenschaft begründet, auf das gleich einzugehen sein wird.

Unser Urteil über die Literatur besteht also, wie hier rückschauend bemerkt sein mag, zu recht. Wohl ist er wie Viele seiner Zeit idealgenetisch-evolutionistisch gesonnen — aber die real-formale Bedeutung, die er der Typuslehre gab, wie die kritische Haltung die er dem Problem des Transformismus gegenüber einnahm, kommt bei dieser Auffassung nicht zum Ausdruck; wohl hatte er als Künstler der Natur gegenüber einen besonderen Sinn — aber er vermochte doch, die Wissenschaft befruchtend wie Wenige, auch eine große Tat des Geistes für die Vergleichende Anatomie zu vollbringen, eben jene Konzeption des Homologieschemas. Wohl ist er kein echter Darwinist — aber „ein Dogmatiker der Speziesfrage" ist er ebenfalls gewiß nicht gewesen (Haeckel bei Schmidt 1871). Wohl hat man Spuren einer Umbildung seiner Anschauung mit gelegentlicher Hinneigung zu deszendenztheoretischen Auffassungen bei ihm gefunden: — aber diese vermeintlichen Schwankungen sind — wenn wir von dem Einfluß Schiller's absehen — nicht der Ausdruck einer fortschreitenden Vertiefung; denn er hat mindestens im Jahre 1790 seine Hauptwerke in der Morphologie geschrieben: sie sind mehr das Zeichen für die ihn in verschiedener Stärke beeinflussenden wissenschaftlichen Zeitströmungen. Auch daß er künftige Ideen „vorgeahnt" habe, ist richtig; doch lehrt die neueste Wendung in der Entwicklungstheorie, daß Goethe's Vorahnungen auch weit über die Zeit des Darwinismus hinausreichten, und wenn wir auch schließlich die Bedeutung seiner Homologielehre nicht hoch genug für die praktische Arbeit der Morphologen einschätzen können, so

haben doch zweifellos diejenigen Recht, die ihm die eigentliche Fähigkeit zu exakter und wissenschaftlicher Forschung absprechen.

Weil er hierin nicht nur in Gegensatz zu Geoffroy St.-Hilaire tritt, sondern auch, weil die richtige Einsicht in Goethe's Art morphologisch zu denken und zu schaffen erst durch Verständnis dieses Punktes gewonnen werden kann, sei darauf abschließend kurz eingegangen. Es bedurfte wahrlich nicht erst noch des Buches von Kohlbrugge, um nochmals ausführlich zu begründen, was sehr scharf schon früher C. E. v. Baer und Dubois-Reymond, feiner und vielleicht richtiger Virchow und Helmholtz ausgesprochen hatten. Ihnen allen aber hatte Goethe ja selbst vorgearbeitet, insofern er klar von sich aussprach, worin er seine Aufgabe sah und wo sie für ihn aufhörte. Da er genau zwischen Phänomenen und Problemen unterscheidet (XI. 111), so wendet er sich nur jenen zu. Nur nach ihnen hat man sich zu erkundigen, die Probleme aber „ruhig liegen zu lassen". Demgemäß verliert das Gesetz der Kausalität für die Phänomene jeden Sinn. Sie sind ihm „Folgen ohne Grund, Wirkung ohne Ursache" (XI. 103—105). Wie er die Frage nach der Ursache ablehnt, so auch den Begriff einer „Entwicklung" in unserem Sinn und den einer Selbständigkeit der Teile. Somit gibt es bei ihm gar keine Frage danach, wie etwas entsteht und woraus es entsteht. Es ist dies schon das Leitmotiv seiner ersten naturphilosophischen Schrift über die Natur (1780). In späteren Jahren nehmen seine Vorstellungen darüber gradezu präformistischen Charakter an. „Was nicht mehr entsteht, können wir uns als entstehend nicht denken. Das Entstandene begreifen wir nicht (XI. 137). Nichts entspringt, als was schon angekündigt ist (XI. 147) und endlich: Der Begriff vom Entstehen ist uns ganz und gar versagt. Daher, wenn wir etwas werden sehen, denken, daß es schon dagewesen sei. Deshalb kommt das System der Einschachtelung uns begreiflich vor (XI. 132). Durch diese dynamische Naturauffassung, wie er sie im Gegensatz zur atomistischen nennt, ist er nun, ohne daß es noch irgend welcher weiteren „Beweise" bedarf, von jeder exakten Ursachenforschung, die neben der Beschreibung der Tatsachen jede Wissenschaft erst begründet, durch eine unüberbrückbare Tiefe geschieden. Das hat mit „Unwissenschaftlichkeit" im weiteren Sinne gar nichts zu tun. Den Nachweis, daß er die „Literatur" gekannt habe, um seine Gedanken aussprechen zu können, hat er gewiß nicht immer erbracht. Daß er aber die großen, die Welt der Wissenschaft bewegenden Leitgedanken kannte, ist trotz Kohlbrugge's Versicherung des Gegenteils als sicher anzunehmen. Wenn man z. B. den schönen Brief von Martius (vom 18. Mai 1825 bei Bratranek) an Goethe liest, in dem die Artenkonstanz in unzweideutiger Weise abgelehnt wird, so wird man an Goethe's Kenntnis all dessen, was für ein klares Urteil

erforderlich ist, nicht zweifeln. Man kannte die Dinge, sie irrten aber nicht den Blick des Genius.

Kein Zufall nun ist es, daß Goethe grade in der Morphologie so ausgezeichnete Wirkungen hervorzubringen vermocht hat; darauf wird, da es das Hauptthema des großen Akademiestreites bildet, hier notwendig noch hinzuweisen sein. Die Vergleichende Anatomie hat sich seit ihrer ersten Entstehung, die wir bei Bonnet und Buffon suchen wollen, nach zwei Seiten hin entfaltet. Die Beschreibung der Tatsachen und deren Anordnung in Reihen bildete die eine Seite: die Kombination der Tatsachen und die Beurteilung der unbegreiflichen Übereinstimmungen der Organisationen nebst der in allen sich offenbarenden Zweckmäßigkeit die andere. Nun ist, wie wir bereits eingangs betonen mußten, die Feststellung der Tatsachen, der Scharfblick bei der Beobachtung, die Feinheit bei der Unterscheidung an sich nicht das, was einer Wissenschaft den Charakter der „Exaktheit" verleiht; denn eine unexakte Beobachtung ist überhaupt keine. Der Begriff der „Exaktheit" ist vielmehr gebunden an die Beurteilung der Beziehungen. Nur wo sie, wie bei Experimentalwissenschaften, in Gestalt von Gesetzen festgestellt werden können, haben wir eine exakte Wissenschaft vor uns. Daher ist die Physiologie, wie sie sich seit dem Anfang des vorigen Jahrhunderts entwickelt hat, die eigentlich „exakte" Wissenschaft vom Leben. Die Kombination der Tatsachen aber, wie sie die Vergleichende Anatomie erfordert, war weder in ihren Anfängen, noch später unter der Herrschaft des Darwinismus im wahren Sinne „exakt", denn die Umbildung einer Art in eine andere ist niemals Gegenstand der Beobachtung, geschweige denn gesetzmäßiger Beurteilung gewesen. Erst dadurch, daß Entwicklungsmechanik, Kreuzungsversuche und Erblichkeitsforschung in die Lösung der phylogenetischen Fragen eingegriffen haben, ist die Möglichkeit einer exakten Behandlung auch ihrer Probleme von ferne aufgetreten. So ist bisher nur eine ganz kleine Gruppe exakter Schlüsse in der Morphologie möglich gewesen und die alte Zweiteilung der Wissenschaften vom Leben in Morphologie und Ätiologie besteht eigentlich immer noch zu recht.

Trotzdem ist die Vergleichende Anatomie seit ihrer Begründung durch Vicq d'Azyr u. a. immer ein Lieblingsgebiet der Naturforschung gewesen; sie ist unter der Herrschaft des idealistischen, dann unter der des darwinistischen Prinzips zu einem immer vollendeteren Bau emporgewachsen und wird auch unter dem Einfluß des Prinzips der Genetik nicht verkümmern. Sie muß also ihre eigene Gesetzmäßigkeit in sich haben, muß sich auf einer besonderen Form der Exaktheit aufbauen. Diese liegt nun in nichts anderem als in dem wissenschaftlichen Prinzip der Vergleichung. Hier handelte es sich darum, nicht nur zwei

oder wenige Wesen zu vergleichen, sondern alle Formen mit allen; und neben ausgebreiteter Kenntnis war ein Blick, alles zugleich zu umfassen, erforderlich, wie er ohne Phantasie nicht vorhanden sein kann. Die ästhetische Betrachtungsweise des Künstlers, wie die mathematische, die die Evidenz an sich ohne weitere Beweise anschaulich wahrnimmt, befähigten und befähigen besonders auch dazu, die Gleichheiten der organischen Gestalten zu erfassen. Aber diese Phantasie muß durch die Kritik, ob und inwieweit Vergleichung zulässig sei, gezügelt werden. Es galt also, ein Prinzip für diese Kritik zu finden, das völlig unabhängig von den jeweils herrschenden Theorien des Zusammenhangs der Organismen sein mußte. Einen einzigen Begriff gibt es nur, der von der idealistischen Epoche in die Darwinistische hinübergetreten ist und auch in späteren Epochen die Grundlage der kritischen Bestrebungen bleiben wird, ein einziges objektives kritisches Prinzip: es ist der Begriff der Homologie. Die Neigung, das funktionell Gleichwertige zu vergleichen lag so tief in der menschlichen Natur, daß der methologische Schritt zur Vergleichung des funktionell Ungleichwertigen als der wissenschaftlich bedeutsamste in unserer Wissenschaft bezeichnet werden muß. Seitdem erst ist sie eine „exakte" Wissenschaft. Mit dem Besitz des Homologiebegriffes war die Methode der Vergleichenden Anatomie gewonnen. Seine Geschichte und die Stellung, die die Kritik zu ihm einnahm, seine Umbildungen zu dem der Homogenie und Homoplasie u. s. w. spiegeln zugleich die Geschichte der Vergleichenden Anatomie wieder.

So ist es erklärlich, daß Goethe kraft der ihm eigentümlichen Anschauungskraft grade in der Vergleichenden Anatomie Großes leisten konnte. Grade in der Begründung der vergleichend-anatomischen Methode liegt denn auch seine Hauptbeziehung zu Geoffroy St.-Hilaire. Denn der vergleichend-anatomischen Methode, d. h. demnach der Vergleichenden Anatomie selbst als Wissenschaft ihr Recht zu erkämpfen, darum handelte es sich letzten Endes in dem Akademiestreit des Jahres 1830.

II. Der Verlauf des Streites und seine Beurteilung.

a.

Wer historisch den Eintritt und Verlauf eines Ereignisses beschreiben will, muß die in der Vorgeschichte begründete Ursache von seinem Anlaß unterscheiden. Zumeist verlaufen die Dinge so, daß der Anlaß im Laufe eines Konfliktes ganz in den Hintergrund tritt, und die Kräfte, die gegeneinander ringen, aus elementaren Ursachen bis zur Entscheidung tätig bleiben. Selten ist solche Entscheidung definitiv; desto weniger, je gewaltiger die Gegensätze

ursprünglich sind. Namentlich in Geisteskämpfen ist, wie die Geschichte der Wissenschaften lehrt, fast nie von dem Unterliegen einer „Partei" die Rede. Immer wieder erhebt sich der Konflikt, wie er seit jeher bestanden hat.

So sehr sich diese Überlegungen von selbst verstehen, so wenig scheint der neueste Historiker des Akademiestreites sie als wesentlich zu erachten. Wenn er uns auch mit getreuen Daten in die Vorgeschichte des Streites einführt, so hält er doch mit ungemeiner Starrheit daran fest, daß es sich in ihm im wesentlichen darum gehandelt habe, ob man die Tunikaten als zusammengefaltete Wirbeltiere betrachten dürfe. Da sich nun bereits zu Anfang des Streites zeigte, daß das unzulässig war, so ist nach Kohlbrugge seine Fortsetzung im wesentlichen einer Rechthaberei Geoffroy's zuzuschreiben, der alle möglichen Seitensprünge machte, um seine Theorie zu retten; und Goethe hätte, anstatt seine beiden unsachlichen Abhandlungen zu schreiben, sich vor allem darüber zu äußern gehabt, ob die Tunikaten gefaltete Wirbeltiere seien oder nicht. Auch über den Ausgang denkt Kohlbrugge sehr einfach: Cuvier hatte nachgewiesen, daß die Tunikaten keine zusammengefalteten Wirbeltiere seien; die weiteren Behauptungen Geoffroy's hat er widerlegt und hat schließlich das letzte, siegreiche Wort behalten. Damit habe er aber auch für die Nachwelt sein Recht nachgewiesen, denn an Geoffroy's Lehren glaube heute kein Mensch mehr.

Dem möchten wir nun entgegenhalten: zunächst, daß die Vergleichung von Tunikaten und Wirbeltieren nur der letzte Anstoß gewesen ist, der zur Erörterung der Gegensätze geführt hat, wie sie sich mehr und mehr in der Denkweise Geoffroy's und Cuvier's ausgebildet hatten, daß also eine Besprechung dieser Gegensätze den Hauptinhalt bildete und daß Goethe durchaus berechtigt war, von der Erörterung jener Gelegenheitsursache abzusehen. Sodann, daß am Ende Cuvier nur scheinbar Sieger geblieben ist, und daß die Nachwelt verpflichtet ist, Geoffroy das gute Recht wenigstens zur Verteidigung seiner Methode zuzugestehen.

1.

Daß dem eigentlichen Streite eine lange Vorgeschichte vorausgegangen ist, weiß Kohlbrugge genau: ja es ist das verdienstvollste Kapitel seiner Abhandlung, diese Vorgeschichte quellenmäßig zum ersten Male geschildert zu haben. Es ist gerade auch hiergegen am wenigsten einzuwenden, zumal eine Anzahl aus der Hinterlassenschaft Cuvier's entnommener Argumente ihm zugänglich gewesen sind. Ich kann mich daher in diesem Teil kurz fassen, um nur einige Korrekturen an K.'s Darstellung anzubringen. Man weiß aus den Biographien beider Männer, daß Geoffroy, drei Jahre jünger als Cuvier, im Alter von 19 Jahren bereits an das Naturgeschicht-

liche Kabinet berufen wurde, um dort als Abteilungsvorsteher Lacépède zu ersetzen. Zwei Jahre danach wirkte er selbst an der Berufung des damals 25jährigen Cuvier an das gleiche Institut mit, wo beide in gemeinsamer Arbeit und als Freunde verbunden nebeneinander, oft auch gemeinschaftlich publizierend, tätig waren. Im Jahre 1818, als Geoffroy seine Philosophie anatomique veröffentlichte, war er 46, Cuvier 49 Jahre alt. Geoffroy war 1807 im Alter von 35 Jahren Mitglied des „Instituts", 1809 Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Pariser Universität, Cuvier 1800 Sekretär, 1802, 33 Jahre alt, ständiger Sekretär der Akademie geworden; 1800—1805 hat er seine Leçons d'Anatomie comparée, 1812 die Ossements fossiles, 1817 das Règne animal veröffentlicht; Geoffroy hatte bis zum Jahre 1812 zahlreiche Arbeiten zur Systematik und vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere herausgegeben. Er hatte die elektrischen Fische Malapterurus und Torpedo beschrieben und das Faultier, die Affen, Fledermäuse, Monotremen, Marsupialier, Edentaten, systematisch und deskriptiv behandelt. Seine bis dahin wichtigsten Veröffentlichungen betrafen den von ihm entdeckten Polypterus (eine Entdeckung, die Cuvier wertvoller dünkte, als Geoffroy's ganze Reise nach Ägypten), ferner die von ihm erkannten Zahnanlagen bei Walfisch- und Vogelfoeten. In den Jahren 1802—1807 begann er die großen vergleichend-anatomischen Arbeiten, die ihn unsterblich gemacht haben: Die Vergleichung der Fischflossen mit den Extremitäten der Wirbeltiere und der Teile des knöchernen Kopfes in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere. Hier nimmt die allerdings unglückliche Vergleichung des Operkulums mit dem Amboß, des Interoperkulum mit dem Hammer, des Sub- und Präoperkulum mit Steigbügel und Tympanicum einen historisch bedeutsamen Rang ein. Hier finden sich auch die ersten Keime seiner späteren Theorien; bereits hier spricht er von einer „neuen Wissenschaft" und daß man da Analogien sehen müsse, wo bisher nur Verschiedenheiten gesehen worden waren.

Im Jahre 1818 erschien nun sein großes Werk, die Philosophie anatomique mit ihrem Discours préliminaire, an dessen Spitze die Frage steht: L'organisation des vertébrés peut-elle être ramenée à une type uniforme? Unter Erwähnung Newtons, der dieses Gesetz geahnt habe, bejaht er die Frage und bezeichnet die Aufgabe der vergleichenden Anatomie als die der „geistreichen Kunst, die es gestattet, die Ähnlichkeit einer großen Zahl von Arten als nahezu vollständig zu betrachten und ihnen dann ihre Sonderstellung nur durch leichte charakteristische Züge anzuweisen (p. XVII). Die beschreibende und klassifizierende Zoologie hätte notgedrungen den „Ariadnefaden" fallen lassen müssen (p. XVIII), weil die Verschiedenheit der Formen uns zuerst und mit zwingender

Gewalt überall entgegentrete. Besonders bei der ersten Bekanntschaft mit der Anatomie der Tierarten (z. B. in der Veterinäranatomie) sei es erklärlich gewesen, wenn man z. B. von „Kanonknochen" „Klauen", „Hufen" gesprochen habe, anstatt vom Metacarpus und Digiti. Es gebe zwei Wege der Vergleichung; der eine führe dazu, den verschiedenen Gebrauch zu studieren, zu dem ein Teil, z. B. ein Fuß diene (als Flosse, Flügel, Spring-, Schreit-, Lauffuß u. s. w.), der andere ihn in seinen verschiedenen Metamorphosen zu verfolgen. So gelange man nicht zur Absteckung von Grenzen, sondern zur Ermittlung von Beziehungen. Eine solche Übereinstimmung der funktionell mannigfachsten Teile in ihrem Bau könne nicht zufällig sein; da die angestellten Vergleiche stets fruchtbar seien, müsse irgend ein konstantes Prinzip der Sache zugrunde liegen. Dies Prinzip zu ermitteln, sieht er als Aufgabe der „Philosophie anatomique" an (p. XXV). Der einzige Allgemeinbegriff, der in der Organisation der Spezies anwendbar sei, sei der der konstanten Lagerung der Teile zueinander, der Beziehungen zu- und der Abhängigkeiten voneinander. Dies wird als „Gesetz der Konnexionen" bezeichnet (XXV). Als zweites Fundamentalgesetz sieht er das an, „daß man in jeder Familie alle Teile antreffen wird (tous les matériaux organiques), die man in einer anderen antrifft". Dies ist sein „Gesetz der Analogien" (p. XXXII). Hinsichtlich eines Hauptabschnittes des großen Werkes, der auch in seinem späteren Streit mit Cuvier eine Rolle spielt, des Respirationssystems der Fische, sagt er hier, daß die Theorie der Analogien zu der Vermutung führen müsse, es gebe keine besondere und ausschließliche Schöpfung, die grade diese Organe hervorgebracht habe; sie wären vielmehr denen anderer Wirbeltiere zu vergleichen (p. XXXV). Den Menschen weist er, hinsichtlich seiner Organisation aus seiner bevorzugten Stellung; nicht von ihm habe man auszugehen; sondern stets von solchen Zuständen, wo irgend ein Organ auf der Höhe seiner Ausbildung sei; von hier aus habe man es dann durch alle Zustände hindurch bis dahin wo es nicht mehr vorhanden sei, zu verfolgen". Er tritt (p. XXXVI) unmittelbar an die auffälligsten Abweichungen heran, um sie durch einen einzigen geistigen Akt (une même pensée) zusammenzufassen und zu begreifen, daß es keine Sonderschöpfungen seien, sondern differente Äste eines gleichen Stammes („aboutissent à un tronc commun et n'en sont que des rameaux plus au moins différens"). So werden der Forschung keine Zwischenglieder fehlen, wenn man sich nicht etwa absichtlich in den Beispielen der Vergleichung beschränke; je größer man aber im Beginn der vergleichenden Arbeit die Abstände der verglichenen Formen wähle, desto größer der Erfolg (XXXVII).

(Fortsetzung folgt.)

Einige Bemerkungen zu Demoll's Buch: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion.

Von W. v. Buddenbrock, Heidelberg.

Die zoologische Literatur ist unlängst durch das obengenannte Buch von R. Demoll bereichert worden, das im Jahre 1917 im Verlage von Vieweg u. Sohn erschienen ist. Über dasselbe hat bereits E. Weinland im Biol. Zentralblatt Bd. 38 Nr. 3 ein kritisches Referat veröffentlicht, so daß es überflüssig erscheinen könnte, daß ich nochmals über den gleichen Gegenstand berichte.

Ich tue es, weil mir eine Ergänzung des Weinland'schen Referats in einer gewissen Richtung nicht unnütz erscheint und bitte das Nachfolgende in diesem Sinne zu betrachten. Weinland hat den wesentlichen Inhalt des Demoll'schen Buchs in kurzgedrängter Form zusammengestellt und kritisch beleuchtet. Ich möchte dieser Darstellung ein verschärftes Relief durch Betonung gerade dessen geben, was Demoll in seinem Buche nicht bringt. Im Vorwort äußert der durch viele Untersuchungen gerade auf dem Gebiete der Sinnesphysiologie bestens bekannte Verfasser, daß es sich um eine „systematische Darstellung" handle, auch begrüßt er die Gelegenheit, sein Interesse „sämtlichen Teil- und Spezialproblemen, die dieses Gebiet umschließt, zuwenden zu müssen", so daß man folgerichtig eine Übersicht alles Wesentlichen erwartet, was zurzeit von den Sinnesorganen der Arthropoden bekannt ist.

Das Buch hält aber leider nicht ganz, was das Vorwort verspricht. Man kann dem Verfasser den Vorwurf nicht ersparen, daß er in einer, wie mir scheint, durchaus willkürlichen Weise eine ganze Reihe wichtiger Probleme und gut erforschter Tatsachen überhaupt nicht erwähnt. Der Leser, der sich an der Hand dieses Buches in das vorliegende Gebiet einarbeiten will, bekommt dadurch einen keineswegs zutreffenden Eindruck von unseren derzeitigen Kenntnissen, um so mehr als Demoll im Vorwort betont, daß er „Auffassungen und Beobachtungen, die sich als irrig erwiesen haben", vollständig beiseite gelassen habe. Hierdurch wird dem Nichterwähnten von vornherein der Stempel des Unzuverlässigen und Fehlerhaften aufgedrückt.

Gegen diese etwas eigentümliche und wohl neue Methode in der Behandlung fachgenössischer Arbeiten sehe ich mich genötigt, im Interesse einer objektiven Forschung Stellung zu nehmen.

Die kritische Besprechung, die in den folgenden Zeilen gegeben wird, bezieht sich nur auf die physiologischen Abschnitte des Demoll'schen Buches. Auch hier greife ich nur einige Punkte heraus, die mir beim Durchlesen besonders aufgefallen sind. Sie werden, denke ich, genügen, um die Unvollständigkeit der Demoll'schen Darstellung zu erweisen.

Hinsichtlich der niederen Sinnesorgane hat der Verfasser im Vor-

wort mit Recht betont, wie undankbar die Aufgabe ihrer Schilderung sei, infolge unserer sehr dürftigen Kenntnisse. Ich möchte immerhin betonen, daß man doch etwas mehr weiß, als Demoll bringt. So ist beim Tastsinn die sehr wichtige und verbreitete Erscheinung des Thigmotropismus ganz unerwähnt geblieben, obgleich auch bei den Arthropoden viele Tastorgane vornehmlich diesem Zwecke dienen. Die tonuserregende Wirkung mancher Tastsinnesorgane, über welche Matula eine sehr bedeutende Arbeit geschrieben hat, die sich auf Libellenlarven bezieht, bleibt ebenfalls unerwähnt, die reflex-hemmende Wirkung des Tastsinnes findet erst in späteren Kapiteln nur beiläufig eine gewisse Würdigung. Es ist schwer zu begreifen, was Demoll unter „Funktion der Sinnesorgane" versteht, wenn er dies Alles zu bringen für überflüssig erachtet.

Gehen wir zu den Chordotonalorganen über, so finden wir eine sehr merkwürdige Behandlung des Halterenproblems. Diese Sinnesorgane sind in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, das vor einigen Jahren erschien, leider gar nicht besprochen worden, eine Folge der Einteilung des Stoffes in scharf umgrenzte Gebiete, die keinem der Einzelbearbeiter eine Aufnahme der Halteren in sein Arbeitsfeld ermöglichte. Umso dankenswerter wäre eine sorgsame Darstellung in diesem neuen Buche gewesen, aber leider ist davon keine Rede.

Die zurzeit herrschende Auffassung vom Wesen der Halteren als Steuer- und Gleichgewichtsorgane wird, wie auch Weinland mit Recht hervorhebt, kaum oder gar nicht erwähnt. Immerhin könnte man darüber noch hinwegsehen, da diese Auffassung bekanntermaßen nicht bewiesen ist. Erstaunlicher ist es, daß auch die feststehenden Grundtatsachen keine Erwähnung finden. Ich schicke voraus, daß sich zurzeit unsere ganze Kenntnis von der Funktion der Halteren auf zwei schon sehr lange bekannten Versuchen aufbaut. 1. Können die Dipteren nach Herausreißen der Halteren nicht mehr oder nur sehr schlecht fliegen und 2. tritt der gleiche Effekt ein, wenn man die Halteren festklebt. Jede zukünftige Behandlung dieses Problems muß notwendigerweise von diesen zwei Grundversuchen ausgehen. Trotzdem steht in Demoll's Buch kein Wort von ihnen, sei es, daß er sie für bekannt voraus setzt oder aus sonst einem mir unerfindlichem Grunde. Statt über das tatsächlich Beobachtete belehrt zu werden, erfährt der Leser von der Funktion der Halteren nur einige vom histologischen Bau der Sinneszellen abgeleitete Vermutungen über die Art ihrer normalen Reizung, sowie die folgende rein theoretisch abgeleitete Formulierung, die durch keinen Versuch gestützt ist: „Die Chordotonalorgane (der Halteren v. B.) hätten danach Kontrolle zu üben, ob die Zahl der Schwingungen die normale Höhe einhält, die Sinneskuppeln dagegen messen die durch die Bewegungen verursachten Chitinspannungen."

Ich wende mich nunmehr den Statocysten der Krebse zu. Demoll hat seiner Darstellung der Physiologie dieser Organe die schöne Arbeit von Kühn über die Statocysten des Flußkrebses zugrunde gelegt, welche die letzte Neuerscheinung auf diesem Ge-

biete vor dem Kriege war. Dies wäre sehr angebracht, hätte er darüber nicht die Besprechung der schwimmenden Krebse, die seit den 80er Jahren fast ausschließlich und fortgesetzt Gegenstand der Statocystenforschung gewesen sind, fast völlig vernachlässigt.

Vor allem ist dem Verfasser dabei die wichtigste Entdeckung auf diesem Gebiet, welche die letzten Jahre brachten, nahezu aus den Händen geglitten. Sie betrifft die Tatsache, daß es zwei grundverschiedene Typen dieser Organe bei den Krebsen gibt, die sich durch ihre Innervation unterscheiden: Die Statocysten des Flußkrebses (und vermutlich der übrigen nicht schwimmenden Bodenformen) arbeiten, wie Demoll ganz richtig angibt, gegeneinander, zur Erhaltung des Gleichgewichts ist die gemeinsame Tätigkeit beider Organe nötig.

Bei den Statocysten der *Natantia* ist dagegen die eine Statocyste allein zur Aufrechterhaltung der normalen Schwimmlage ausreichend. Beide Organe arbeiten in den meisten vorkommenden Körperlagen miteinander, im selben Drehsinne. Der Statocystenapparat der *Natantia* repräsentiert also einen höheren Typus. Diese wichtige Tatsache wird nur in dem folgenden knappen Satze gestreift: „Bei den schwimmenden Dekapoden sollen (? v. B.) nach Beobachtungen, die schon von Delage gemacht wurden und nach solchen neueren Datums beide Statocysten in jeder Körperlage genau gleiche Reflexe auslösen." Ich bezweifle, daß dieser äußerst kurze Hinweis von irgend jemanden verstanden wird, der nicht bereits nähere Kentnisse auf diesem Gebiete besitzt.

Über das Wort „sollen" in dem soeben zitierten Satze möchte ich mir noch eine kleine Bemerkung erlauben. Die hier von Demoll anscheinend angezweifelte Tatsache ist seit 1887 von sämtlichen Autoren, die sich experimentell mit den Statocysten der *Natantia* beschäftigt haben, in übereinstimmender Weise festgestellt worden. Da es wirklich nicht sehr schwer ist festzustellen, ob ein einseitig entstateter Krebs normal schwimmt, oder sich um seine Achse dreht, wäre es allmählich an der Zeit, diese stets wiederholte Beobachtung als einen gesicherten Bestandteil unseres Wissens anzusehen.

Die fundamentale Tatsache, daß die Statocysten zum Balanzieren nicht nur um die Längsachse, sondern auch um die horizontale Querachse dienen, wird dem Leser ebensowenig mitgeteilt wie die gleichfalls nicht unwichtige, daß bei den schwimmenden Dekapoden die Abdominalfüße die wichtigsten Erfolgsorgane der Statocysten darstellen.

Daß es bei den Krebsen statische Reflexe gibt, die nicht an Statocysten gebunden sind, wird in ganz willkürlicher Weise nur für die Stomatopoden angegeben, obgleich diese Reflexe auch bei den Krebsen mit Statocysten (*Palaemon*, *Mysis*) neben diesen Organen in einwandfreier Weise nachgewiesen sind.

Erfreulich ist ein neues Experiment über die dynamische Funktion der Statocysten des Flußkrebses (Reaktion auf beschleunigte

oder verzögerte Bewegungen). Anscheinend hat Demoll diesen wichtigen Versuch bisher nirgendswo anders veröffentlicht. Gerade darum wäre es aber dringend wünschenswert gewesen, wenn er nicht nur das Benehmen des normalen Tieres, sondern, als Kontrollversuch, auch das des entstateten beschrieben hätte. Wie sich letzteres benimmt, kann man nur zwischen den Zeilen lesen.

Wenn der Verfasser aber von den „sicher vorhandenen dynamischen Funktionen" der Statocysten der Mysideen spricht, so hätte er immerhin dazusetzen müssen, daß sich diese „Sicherheit" bisher nur auf theoretische Erwägungen und nicht auf irgend einen Versuch stützt.

Gehen wir nun zu dem über, was der Verfasser über die Funktion der Augen zu sagen weiß. Auch hier finden wir das Gleiche wie bei den früheren Kapiteln: Während einige Teilgebiete entsprechend dem persönlichen Interesse des Autors sehr breit angelegt sind, ist anderes, wie mir scheint gleich Wichtiges, einfach weggelassen worden.

Mir unverständlich ist es z. B., warum Demoll den Phototropismus der Arthropoden, diese so sehr auffällige Erscheinung nur ganz beiläufig erwähnt ohne ihr einen eigenen Abschnitt zu widmen, wodurch unter anderem auch die bedeutende Untersuchung von Radl über diesen Gegenstand unter den Tisch fällt. Da sich im Phototropismus die Äußerung des Lichtsinnes vieler Arthropoden nahezu erschöpft, ist es nicht zu begreifen, wie eine Schilderung dieses sehr wichtigen Phänomens in einem Buche fehlen kann, das von der Funktion der Sinnesorgane handelt.

Hätte sich Demoll ein wenig näher mit Radl's gehaltvollem Werk beschäftigt, so wäre ihm auch vermutlich das Versehen nicht unterlaufen, daß er einen Versuch als neu beschreibt (S. 74 Anmerkung), den Radl bereits vor 15 Jahren gebracht hat. Es handelt sich um einen Drehscheibenversuch mit einem Laufkäfer, der, wie seit langem von den Insekten bekannt ist, auf jede Drehung durch eine Gegendrehung reagiert. Demoll will mit ihm beweisen, daß die in den Fühlern sitzenden Johnston'schen Organe nicht die Ursache dieser Gegendrehung sind, da die Gegendrehung auch nach Abschneiden der Fühler bestehen bleibt. Radl hat bereits 1903 die rein optische Ursache dieser Erscheinung exakt bewiesen.

Ebensowenig Gnade wie Radl hat auch C. v. Heß vor den Augen des Verfassers gefunden, wovon wir uns im Kapitel über das Farbensehen hinreichend überzeugen können. Demoll stellt es so dar, als ob das einzige Resultat von Heß dies eine wäre, „daß die Helligkeitskurve der verschiedenen Lichter bei den wirbellosen Tieren zusammenfällt mit der Helligkeitskurve des total farbenblinden Menschen". Den hieraus von Heß gezogenen Schluß, daß auch bei den wirbellosen Tieren totale Farbenblindheit vorliege, erkennt Demoll nicht als zwingend an, und mit dieser rein negativen Feststellung ist die ganze große Arbeit von Heß für ihn erledigt. Es erscheint mir nötig, den sehr verdienstvollen Münchner

Forscher gegen diese nicht ganz korrekte Art der Beurteilung ein wenig in Schutz zu nehmen.

Heß hat in zahlreichen Untersuchungen den einwandfreien Nachweis geführt, daß sich die Lichtreaktionen der wirbellosen Tiere fast ausnahmslos ohne die Annahme eines Farbensinnes erklären lassen. Dieses Verdienst kann von keinem Sachverständigen geleugnet werden. Wenn einzelne hochentwickelte Insekten wie die Biene nach Frisch einen Farbensinn besitzen, so ändert dies gar nichts an der Richtigkeit der Heß'schen Auffassung, daß die große Überzahl der Arthropoden wie die übrigen Wirbellosen in ihren erkennbaren Reaktionen sich völlig wie farbenblind verhalten.

Gänzlich weggelassen im Widerspruch zu der im Vorwort behaupteten Behandlung sämtlicher Teil- und Spezialprobleme ist schließlich die sehr interessante Beziehung zwischen den optischen durch die Augen vermittelten Reizen und dem Kontraktionszustand der Chromatophoren bei manchen Krebsen (*Hippolyte*, *Idothea*). Auch für diese Unterlassung ist ein logischer Grund in keiner Weise ersichtlich.

Obgleich ich noch mancherlei Derartiges zu erwähnen hätte, will ich die Kritik des Buches, soweit sie seine allgemeine Anlage betrifft, hier abbrechen.

Jeder Leser der vorangegangenen Zeilen wird zugeben, daß das Demoll'sche Buch auch bei schonendster Beurteilung nicht als eine „systematische Darstellung der Sinnesorgane der Arthropoden" mit Berücksichtigung „sämtlicher Teil- und Spezialprobleme" gelten kann.

Bei einer solchen zusammenfassenden Darstellung, die doch dem Leser als Wegweiser durch das ganze Gebiet dienen soll, ist Vollständigkeit das oberste und erste Erfordernis so gut wie bei einem Fahrplan, der wertlos wird, wenn er nicht alle Züge enthält. Diese Vollständigkeit läßt Demoll vermissen. Wenn er sein Werk trotzdem unter dem Titel einer systematischen Darstellung erscheinen läßt, so darf er es nicht übel nehmen, wenn andere sein Publikum darauf aufmerksam machen, daß er nicht nur „irrige Auffassungen und Beobachtungen", sondern auch sehr viele richtige und wichtige, ja sogar ganze zusammenhängende Gebiete von seiner Darstellung ausgeschlossen hat.

Die Physiologie der Sinnesorgane der niederen Tiere steht auf einem wesentlich höheren Niveau, als es dem Demoll'schen Buche nach scheint. Ich halte es im Interesse dieser jungen Wissenschaft für notwendig mit Nachdruck darauf hinzuweisen.

Zum Schluß will ich mich jetzt noch der Besprechung eines von Demoll behandelten Spezialproblems zuwenden. Ich meine die Bedeutung der Ocellen der Insekten-Imagines.

Demoll hat zusammen mit Scheuring bereits vor einer Reihe von Jahren eine ausführliche Arbeit über diesen Gegenstand veröffentlicht, deren Hauptresultat er in sein neues Buch aufgenommen hat. Während er sich aber in der Originalarbeit einigermaßen vorsichtig ausdrückt, ist er nunmehr der Auffassung, daß die Richtigkeit seiner

Hypothese als „gesichert betrachtet werden" müsse. Dem kann ich mich nicht anschließen, vielmehr habe ich einen sehr gewichtigen Einwand gegen die Demoll-Scheuring'sche Auffassung von der Funktion der Ocellen zu erheben.

Die Verfasser sehen in den Ocellen ein Mittel für die binokulare Entfernungslokalisation der Insekten. Ebenso wie man annehmen kann, daß ein binokulares Entfernungsschätzen durch die Facettenaugen beider Seiten ermöglicht wird, da notwendigerweise ein jedes Objekt je nach seiner Entfernung vom Auge verschiedene Rezeptorengruppen in beiden Augen erregt, ebenso kann natürlich an ein Entfernungsmessen durch ein Facettenauge und den ihm zugeordneten Ocellus gedacht werden. Auch hier muß das gegebene Objekt bei seiner Annäherung oder Entfernung vom Tiere mindestens in einem Auge eine Verschiebung der gereizten Retinastelle zur Folge haben. Einem jeden im Raum gegebenen Lichtpunkt entsprechen in Facettenauge und Ocellus zwei zueinander gehörige Partieen der Retina, die durch das Licht, das von ihm ausstrahlt, getroffen werden. Folglich giebt gleichzeitige Reizung dieser beiden Stellen Gewißheit über die Entfernung des betreffenden Punktes.

Gegen diese ganze Deduktion ist der folgende Einwand zu machen:

Das binokulare Entfernungsmessen hat in erster Linie die Kongruenz der Bilder zur Voraussetzung, die durch beide Augen dem Gehirn vermittelt werden. In unserem Falle existiert eine solche Kongruenz nicht, vielmehr muß bei dem grundverschiedenen Bau von Ocellus und Facettenauge von vornherein angenommen werden, daß jedes Objekt in beiden Organen zwei ganz verschiedene Bilder entwirft. Hieran knüpft sich die Frage: Woher weiß das Insekt, daß das Bild a im Ocellus und das total verschiedene Bild A im Facettenauge zu einem und demselben Gegenstande gehören?

An dieser Überlegung scheitert die Demoll-Scheuring'sche Auffassung der Ocellen vollständig.

Die Verfasser haben sich die Sache viel zu leicht gemacht, indem sie auf ihrer Zeichnung immer nur einen isolierten Objektpunkt annehmen. Dann allerdings liegt die Sache einfach genug. In der Natur aber empfangen beide Augen stets zahlreiche Eindrücke zugleich, und das Tier muß entscheiden können, muß auswählen, welcher Eindruck des einen Auges zu dem des anderen und mithin zum gleichen Objekt gehört.

Dies ist bei einer Verschiedenheit der entworfenen Bilder völlig unmöglich.

Die Verfasser haben die Richtigkeit ihrer Hypothese an einigen morphologischen Einzelheiten nachprüfen wollen, deren Ergründung unbedingt sehr nützlich war. Sie finden als Wichtigstes, daß das gesamte Sehfeld der Ocellen stets innerhalb des Sehfeldes der Facettenaugen liegt, und daß sich dementsprechend die Anordnung der Ocellen nach der Ausdehnung des Sehfeldes der Facettenaugen richtet. Sie finden ferner, „daß die Verknüpfung der Erregungen der Ocellen und der Facettenaugen auch im Verlauf der Nervenfasern im Gehirn zum Ausdruck kommt".

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß diese Dinge die notwendige Voraussetzung für die vorgetragene Hypothese sind, aber sie sind kein Beweis für dieselbe.

All das beweist vielmehr nur, daß Facettenaugen und Ocellen zusammen arbeiten und der Ocellus nur das prüft, was das Facettenauge sieht. Näheres läßt sich vorläufig darüber nicht sagen, mit der Entfernungslokalisation aber haben die Ocellen allem Anschein nach nichts zu tun, und wir müssen das interessante Problem von neuem zur Diskussion stellen.

Referate.

Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908—1910

to the Mediterranean and Adjacent Seas under the Superintendance of Johs. Schmidt, Ph. D., Direktor of the Carlsberg Physiological Laboratory Copenhagen, Member of the Danish Committee for the Study of the Sea, Leader of the Expeditions (Copenh. A. F. Høst & Søn).

Nachdem die Zahl der fertiggestellten Lieferungen dieses groß angelegten Expeditionswerkes neuerdings auf fünf angewachsen ist, erscheint es wohl angezeigt, wiederholt auf dasselbe aufmerksam zu machen, dabei auf den reichen Inhalt der vorliegenden Bände zu verweisen und rühmend derjenigen zu gedenken, die um das Zustandekommen der großen Arbeit sich verdient gemacht haben.

Das in diesem Werke bearbeitete Material wurde im wesentlichen auf den zahlreichen Untersuchungsfahrten gesammelt, die der dänische Forschungsdampfer Thor im vorigen Jahrzehnt, hauptsächlich 1908—1910, im Bereich des Atlantischen Ozeans und des Mittelmeeres unter der persönlichen Leitung des Herausgebers, Dr. Johs. Schmidt, ausgeführt hat, und zwar auf Kosten teils der dänischen Regierung, teils von Privatleuten und teils des Carlsbergfonds, jener bekannten wissenschaftlichen Stiftung, die sich auch über Dänemark hinaus außerordentliche Verdienste um die Förderung der Wissenschaften erworben hat. Ergänzt wurde das auf diesen Fahrten gesammelte, ungemein reichhaltige Material durch Sammlungen, die gelegentlich ihrer regelmäßigen Fahrten von einigen Liniendampfern gemacht wurden, in ähnlicher Weise, wie das schon früher wiederholt und erfolgreich versucht wurde.

Während die Untersuchungen im Atlantischen Ozean hauptsächlich im Rahmen des dänischen Anteils an der Internationalen Meeresforschung erfolgten und auf Grund des dänischen Programmes ihren Schwerpunkt bei Island und Färöer hatten, waren im Mittelmeer die Aufgaben allgemeiner gefaßt, insofern es die Absicht war, das Mittelmeer zum Zwecke eingehender biologischer und hydrographischer Untersuchungen in seiner ganzen Ausdehnung zu durchkreuzen und dabei die durch die Internationale Meeresforschung so sehr vervollkommneten modernen Methoden und Geräte zu ver-

wenden, die sich in den nordischen Meeren bei der Untersuchung aller Wasserschichten von der Oberfläche bis zu den größten Tiefen so sehr bewährt haben.

Ein fischereilich besonders interessierender Sonderzweck dieser Untersuchungsfahrten lag darin, die Naturgeschichte und namentlich die Entstehungsgeschichte und Herkunft des Flußaals und die Wanderungen seiner Larvenstadien näher zu erforschen. Gestützt auf die außerordentlichen Erfolge, die Johs. Schmidt auf diesem Gebiet im Atlantischen Ozean gehabt hatte und angesichts der Schwierigkeit, mit einem so kleinen Fahrzeug, wie der Thor ist, zur Klärung der Frage weiter in den Ozean hinaus vorzudringen, glaubte Schmidt, daß seine Hilfsmittel ausreichen würden, das Rätsel der Herkunft des Flußaals wenigstens im Bereich des Mittelmeeres zu lösen. Das Ergebnis dieser besonderen Bestrebungen war, wie inzwischen bekannt geworden ist, insofern ein negatives, als Schmidt den bestimmten und höchst interessanten, weil unerwarteten Nachweis erbrachte, daß im Mittelmeer keine Eier und keine jugendlichen Larven des Flußaals zu finden seien, daß es also doch unerläßlich sei, die Lösung der Frage im Atlantischen Ozean weiter zu verfolgen, was ja inzwischen mit erfreulichen Ergebnissen von seiner Seite in Angriff genommen wurde.

Das ungemein reichhaltige Material an Entwicklungsformen der Muränidenfamilie, welches auf den Fahrten gesammelt wurde, ist inzwischen an verschiedenen Stellen außerhalb des hier in Rede stehenden Expeditionswerkes, namentlich in den „Meddelelser fra Kommissionen for Havunders.gelser" veröffentlicht worden; aber der mit großer Bestimmtheit erbrachte Nachweis, daß der Flußaal im Bereich des Mittelmeeres nicht geboren wird, ist, trotzdem er negativer Art ist, besonders geeignet die Bedeutung dieser Untersuchungsfahrten in das richtige Licht zu setzen.

Bei der auffallend geringen Zahl von wissenschaftlichen Untersuchungsfahrten, die im Mittelmeer bisher gemacht sind, und bei dem Mangel an Fahrten, die das ganze Gebiet erschöpfend zu erfassen suchten, war man bezüglich der Beurteilung hydrographischer und biologischer Zusammenhänge in diesen Gewässern bisher wesentlich auf die Beobachtungen an den zahlreich vorhandenen festen Stationen wie Neapel, Messina, Palermo, Marseille, Banyuls s. m., Triest u. a. angewiesen, die das auf Expeditionen gesammelte Beobachtungsmaterial jedoch niemals ersetzen können.

Hierin lag der stärkste Grund dafür, daß der bekannte italienische Forscher Grassi, der Schmidt gegenüber nach wie vor behauptete, daß der Flußaal seinen Lebenskreislauf im Bereich des Mittelmeeres vollende, mit seiner Gegnerschaft sich nicht durchzusetzen vermochte, weil ihm die breite Beobachtungsgrundlage lage fehlte, auf die Schmidt sich im Hinblick auf sein Expeditionsmaterial stützen konnte. Gegenwärtig dürfte es in der Tat kaum noch sachverständige Beurteiler geben, die sich der Stärke der Schmidt'schen Argumentierung in der Mittelmeeraalfrage verschließen.

Aber wie mit dem Aal, der bisher immer im Vordergrund der Schmidt'schen Untersuchungen gestanden hat, so ist es auch mit zahlreichen sonstigen Fischarten und Vertretern anderer niederer Tierfamilien. Die modernen Methoden und Geräte, unter denen das sogen. Petersen'sche Jungfischnetz („Yngeltrawl") die vornehmste Stelle einnimmt, da es in unübertroffener Weise größere pelagische Organismen, also z. B. Fischbrut u. dgl. fängt, haben ein so ungemein reichhaltiges Material geliefert, daß die Bearbeitung desselben bisher ungekannte Einblicke in die Verbreitung der einzelnen Formen, das Vorkommen und die Gruppierung ihrer Entwicklungsstufen wie auch überhaupt in die Gestaltung des Tierlebens im offenen Mittelmeere in allen seinen Tiefenschichten gestattete, und zwar in einer Vollkommenheit, wie das die Beobachtungen auf den zoologischen Stationen an den Mittelmeerküsten niemals ermöglichen konnten.

Der erste Band des Expeditionswerkes, welcher bereits seit 1912 abgeschlossen vorliegt, enthält eine eingehende Beschreibung des Schiffes, der Ausrüstung und der Arbeitsmethoden sowie eine Schilderung der Reise und einen Überblick über das auf den Expeditionen gesammelte und später noch ergänzte Material aus der Feder von Dr. Schmidt selbst, sodann aber auch eine Reihe ausführlicher Abhandlungen über die Hydrographie der befahrenen Gewässer. Als die wichtigsten Teile dieses letzteren Abschnittes sind zu nennen die Arbeiten von J. N. Nielsen, „Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters" und J. B. Jacobsen, „Amount of oxygen in the water of the Mediterranean". Die außerordentlich wertvollen Ergebnisse dieser Arbeiten haben unter Heranziehung aller früheren und neueren Beobachtungen auf diesem Gebiet von dem Ozeanographen der Deutschen Seewarte, Prof. Dr. Gerh. Schott, in den Annalen der Hydrographie (1915, Band 43, Heft I und II)[1]) eine sehr eingehende Würdigung erfahren, wobei auf den großen Wert der neuzeitlichen Messungen hingewiesen wurde, die alle die einzelnen Becken des Mittelmeeres gleichmäßig und nach einheitlichem Plane berücksichtigen und dabei zu überraschend neuen und zugleich übersichtlichen Resultaten gelangen.

Unter den im 2. Band des Werkes zusammengefaßten biologischen Arbeiten erschien als erste (in der 2. Lieferung) eine sehr umfangreiche und gründliche Bearbeitung des gesammelten Materials an Plattfischen von Dr. H. M. Kyle, einem ausgezeichneten britischen Ichthyologen und früheren Mitarbeiter bei der Internationalen Meeresforschung. Die Erkennung und Gruppierung einer außerordentlichen Fülle und Mannigfaltigkeit von Entwicklungsformen dieser wichtigen Fischfamilie ist dem Fleiße des genannten Bearbeiters in überraschender Weise gelungen, so daß eine äußerst wertvolle Vermehrung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete vorliegt, und zwar in Form einer in ihrem wissenschaftlichen Werte vorbildlichen und klassischen Arbeit.

1) G. Schott, „Die Gewässer des Mittelmeeres, vorzugsweise nach den Arbeiten des dänischen Forschungsdampfers „Thor" 1908—1910".

In den neuerdings erschienenen 3., 4. und 5. Lieferungen des Werkes stoßen wir auf eine ganze Anzahl von Bearbeitungen einzelner kleiner Fischgruppen, die außer Dr. Schmidt selbst, einer Reihe von jüngeren dänischen Zoologen — P. Jespersen, A. Strubberg, Å. Vedel Tåning und Vilh. Ege — und dem französischen Forscher L. Fage von der Station Banyuls s. m. zu verdanken sind, und die sich in ihrer Mustergültigkeit der erst genannten Arbeit von Kyle würdig anschließen.

Die höchst eingehende Behandlung der in kleinste Gruppen gesonderten Fischfamilien läßt erkennen, wie ungemein reichhaltig die heimgebrachten Sammlungen an Jungfischen und Fischlarven sind, so daß diese in früheren Ausbeuten, wenigstens aus dem Mittelmeer, nicht ihresgleichen haben und voraussichtlich das wertvollste Material für die wissenschaftliche Bearbeitung der Sammlungen darstellen werden. Namentlich über die Häufigkeit und Verbreitung einer Reihe von Tiefseeformen und ihrer Entwicklungsstadien, Vertreter aus den Familien der Stomiatiden, Salmoniden, Scopeliden, Trichiuriden, Bramiden u. a. m., erhalten wir wichtige Aufklärungen; und es ist schon jetzt zweifellos, daß die Bearbeitung der Fischsammlungen aus den dänischen Expeditionen eine unschätzbare Ergänzung und Fortsetzung der großen grundlegenden Arbeit von A. Brauer über die Tiefseefische der Valdivia Expedition bilden wird, namentlich nach der Seite einer genaueren Kenntnis der Jugend- und Entwicklungsformen hin.

Von gewissen Fischfamilien, die wie diejenige der Scopeliden ihre Hauptverbreitung in den offenen Meeresräumen und über den großen Tiefen haben, sind dank der Anwendung des für ihren Fang besonders geeigneten Jungfischtrawls so ungeheure Mengen gefangen worden — der Bearbeiter Å. V. Tåning beziffert die Zahl der Scopeliden auf 21679 erwachsene und Larven —, daß keine frühere Expedition dem ähnliches an die Seite stellen kann, und daß das Material eine zuverlässige Identifizierung der Larvenformen sowie eine früher nicht mögliche Beurteilung über die Häufigkeit und Verbreitung zahlreicher verschiedener Glieder dieser Fischfamilie, ja sogar Angaben über bathymetrische Wanderungen gestattet, die von den Jahreszeiten und auch von dem Stadium der Entwicklung abhängig erscheinen.

Aber nicht bloß die vorwiegend pelagisch und in offener See lebenden Fischformen sind es, über deren Leben und Entwicklungsformen uns die Schmidt'schen Expeditionen eine Fülle von neuem Beobachtungsmaterial bringen, sondern, wie der umfangreiche Beitrag von L. Fage über die Küstenfische beweist, selbst solche Arten, die sich in erwachsenem Zustande vorwiegend in Küstennähe aufhalten und dort vielfach auch Gegenstand der Fischerei sind. Derartige Formen sind durch die älteren Arbeiten von Raffaele, Holt u. a. in ihren Eiern und den jüngsten Entwicklungsformen wohl einigermaßen bekannt, aber in der Beschreibung der sogenannten postlarvalen Stadien, die vielfach vorwiegend oder auch ausschließlich in offener See vorkommen, waren noch große Lücken auszu-

füllen, und die Arbeit von L. Fage läßt erkennen, wie viel neue wertvolle Beobachtungen auf diesem Gebiet gemacht, und wie damit das von Lo Bianco begonnene aber leider nicht vollendete Werk der Beschreibung und Abbildung solcher Formen weiter geführt werden konnte.

Besondere Erwähnung verdient die mehrfach bestätigte Tatsache, auf die Schmidt und auch Fage schon in früheren Veröffentlichungen hingewiesen haben, daß gewisse Tiefenformen des Atlantiks und des Mittelmeers, die man früher als identisch ansah, bei näherer Prüfung an der Hand des vermehrten Beobachtungsmaterials sich vielfach als zwar nahe verwandt aber doch zwei deutlich erkennbaren verschiedenen Arten zugehörig erweisen, ein Umstand der seine natürliche Erklärung darin findet, daß die beiden großen Meeresbecken an der Meerenge von Gibraltar durch eine bis 400 m unter der Oberfläche aufsteigende Schwelle getrennt sind, die den glatten Austausch des Tiefenwassers zwischen beiden Becken sehr stark hemmt, wenn nicht verhindert, und eine spezifische Verschiedenheit der Lebensverhältnisse in ihnen bedingt.

Von Wirbellosen finden sich unter den bereits veröffentlichten Gruppen eine Anzahl von Krebsfamilien bearbeitet von K. Stephensen, nämlich Isopoden, Amphipoden und Cumaceen, von Pflanzen die Gruppe der Algen nebst Kalkalgen und die Seegräser, welche letztere von einem Teilnehmer an den Expeditionsreisen, dem Professor an der Kopenhagener Tierarznei- und Ackerbau-Hochschule Dr. C. H. Ostenfeld bearbeitet sind.

Den Direktoren der Carlsbergstiftung gebührt besonderer Dank dafür, daß sie, dem Expeditionsleiter in seinen Vorschlägen folgend, in einsichtigster Weise bestrebt gewesen sind, dem großen Unternehmen die erhofften Erfolge zu sichern, und daß sie auch in liberalster Weise die bedeutenden Mittel bereit gestellt haben, um eine Veröffentlichung der wertvollen Ergebnisse der Expeditionen in würdiger Form zu ermöglichen. Somit ist es nicht nur der Herausgeber und seine Mitarbeiter, sondern auch der Aufsichtsrat des Carlsbergfonds, den wir zu den bisher erzielten bewundernswürdigen Leistungen aufrichtig beglückwünschen. Dabei darf zugleich der Hoffnung Ausdruck gegeben werden, daß alle Beteiligten bestrebt sein werden, die Fortsetzung in gleich mustergültiger Weise erfolgen zu lassen, wie bei den vorliegenden fünf ersten Lieferungen des großen Expeditionswerkes. **Ehrenbaum.**

E. Gutzeit. Die Bakterien im Haushalte der Natur und des Menschen.

II. Aufl. (Aus Natur und Geisteswelt. Leipzig-Berlin. B. G. Teubner.)

Sehr fesselnd geschriebene für den gebildeten Laien bestimmte Übersicht über dieses allgemein interessierende Gebiet.

Nach einer geschichtlichen Einleitung über die Entwicklung der Lehre von den Kleinlebewesen folgen Kapitel über die Gestaltenlehre und Züchtung der Spaltpilze.

Sodann ein ganz ausgezeichnet anschaulich geschriebener Abschnitt über die Zerlegung der abgestorbenen Körper durch die Spaltpilze. In dieser und in der folgenden Darstellung über die Gewinnung der Lebensenergie durch Tiere und Spaltpilze, sowie in dem 5. Kapitel über Kreislauf des Stickstoffes wird die chemische Seite des Bakterienlebens in vorbildlicher klarer Weise erörtert. An einer anschaulichen Abbildung wird der Kreislauf des Stoffes illustriert.

Die Kapitel über Selbstreinigung der Flüsse, über die Hauptprinzipien der Bodenbakteriologie u. a. sind sehr fesselnd abgefaßt. Das Wissenswerte über landwirtschaftliche Gewerbe und die Bakterien, über die geistige Gärung und über Küchenbakteriologie füllt die folgenden Abschnitte.

In allen diesen Kapiteln wird die Rolle der Bakterien anschaulich geschildert. Das kleine Büchlein kann demnach jedem Gebildeten, der dieser Wissenschaft ferner steht und doch das Bedürfnis empfindet auf diesen praktisch-wichtigen Gebieten unterrichtet zu sein, angelegentlichst empfohlen werden.

W. Weichardt.

Cornel Schmitt, Erlebte Naturgeschichte (Schüler als Tierbeobachter).

Leipzig 1918, B. G. Teubner, geb. Mk. 4.— und 30% Teuerungszuschlag.

Das Büchlein enthält 82 Berichte von Schülern der Präparandenschule in Lohr a. Main über selbstangestellte Tierbeobachtungen und Versuche. Einige Überschriften mögen den Inhalt der Berichte andeuten: „Farbenempfinden des grünen Süßwasserpolypen?“ „Wie groß ist die Muskelkraft einer Weinbergschnecke?“ „Kopula und Eiablage der Libelle.“ „Sechs Stunden am Wespennest.“ „Raubvogelmahl.“ „Kampf zwischen Fuchs und Reh.“ „Mutterliebe einer Maus.“ Die jungen Naturforscher haben mit so viel ehrlichem Eifer und auch großem Geschick manchen interessanten Einzelzug beobachtet, daß jeder Biologe an ihren Berichten seine Freude haben wird. Der Verfasser will mit seinem Büchlein Lehrer und Schüler auffordern, selbsterlebte Beobachtungen und Versuche in möglichst weitem Umfange zur Grundlage des Unterrichts zu machen. So berechtigt diese Forderung ist, so schwierig ist sie an Großstadtschulen vielfach durchzuführen. Sicher aber wird jeder aufgeweckte Junge beim Lesen der Erlebnisse seiner Lohrer Kameraden mächtig zur Nacheiferung angeregt werden und man kann es nur aufs lebhafteste bedauern, daß infolge der Ungunst der Verhältnisse nur wenige Großstadtjungens zur Vollkommenheit ihrer ländlichen Genossen gelangen werden.

Bremerhaven. **O. Stocker.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Oktober 1918** **Nr. 10**
ausgegeben am 30. Oktober

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: W. Lubosch, Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken (Schluß). S. 397.
Nachtrag zu: E. Wasmann, Zur Lebensweise von *Pseudacteon formicarum*. S. 456.
Berichtigung zu der Abhandlung: Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. Von San.-Rat Dr. Fritz Schanz, Augenarzt in Dresden. S. 456.

Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken.

Von Dr. **Wilhelm Lubosch**, ao. Professor der Anatomie in Würzburg.

(Schluß.)

Er behandelt nun in fünf Abhandlungen den Operkularapparat, das Brustbein, den Zungenbeinapparat, die Skelettelemente der Visceralbögen, des Kehlkopfes, der Trachea und schließlich des Schultergürtels. Als bedeutsam heben wir nur den ersten Versuch hervor, die Gehörknöchelchen der Säugetiere auf Skeletteile des Visceralskeletts der Fische zurückzuführen, der allerdings verunglückt, doch zum ersten Male den Weg gewiesen hat, auf dem später Carus, Meckel und Reichert zu ihren unsterblichen Entdeckungen geführt worden sind.

Cuvier hat in seinen Jahresberichten diese Abhandlungen mehrfach besprochen. Zunächst (1834, p. 289) im Jahresbericht für 1812, worin er auffällig und bedeutsam genug, eigene Versuche, sich der Geoffray'schen Methode zu bedienen erwähnt; sodann

(l. c. p. 367 u. 391) in den Berichten für 1817 und 1818. Hier äußert sich Cuvier nicht nur rein referierend, sondern auch teils lobend, teils unter Hervorhebung der Schwierigkeiten solcher Vergleiche, skeptisch. Geoffroy's Ansicht über das Operkulum nennt er „très hardie" und lediglich auf dem Wege der Vergleichung „le plus difficile d'attaquer". Auch Geoffroy's Homologisierung von Teilen des Sternalapparates der terrestrischen Tiere mit Teilen des Kiemengerüstes (Hyoidbogen) der Fische beurteilt er mit Recht (p. 374) als sehr bedenklich, lobt aber die Sorgfalt des ganzen Werkes und die geistvollen Betrachtungen über die Mechanik der Skelettverbindungen und er wünscht (p. 378) Geoffroy's Werk weite Verbreitung unter den Naturforschern. Von der gleichen Objektivität ist auch das spätere Referat über die „Philosophie anatomique" beseelt (p. 391 ff.). Zu einem Konflikt war bei dieser Sachlage kein Anlaß. Selbst die entscheidende Wendung bei Geoffroy, als er die Theorie der Analogien auch auf „Wirbellose" ausdehnte und Insekten mit Wirbeltieren verglich (1820), hat bei Cuvier anfangs zu keiner öffentlichen Kritik geführt: wenn auch sein Referat über Geoffroy's Abhandlung (l. c. p. 436 ff.) schon von vielsagender Kürze ist, so schließt er doch im Zusammenhang mit einem Referat über ein ähnliches Thema Latreille's (p. 439), daß die besonders in Deutschland beliebte naturphilosophische Betrachtungweise auch ihr Gutes habe. Selbst wenn die Insektenglieder und die Wirbel zweierlei seien, hätte man doch durch die Vergleiche beide gründlicher kennen gelernt. Sei der Weg der Naturphilosophie auch abenteuerlich, so gelinge es doch, auf ihm zu wertvollen Beobachtungen zu kommen und feine Beziehungen anzuspinnen.

Ungeklärt dabei ist nun aber die für die Beurteilung der persönlichen Beziehungen beider Männer zueinander wichtige Frage, ob sich Cuvier nicht gleichzeitig doch mündlich über Geoffroy's Theorie abfällig geäußert hat. Denn ganz unstreitig ist der starke Ausfall der sich bei Geoffroy (1820, p. 77) findet, entweder, wie Kohlbrugge meint, auf eine Art Größenwahn oder Verfolgungswahn des Autors zurückzuführen, oder es lag wirklich ein uns unbekannter Anlaß dazu vor; spricht aber denn nun wirklich irgend etwas Zwingendes dafür, bei Geoffroy solche Wahnvorstellungen anzunehmen? Wäre es andererseits mit Cuvier's Objektivität, seiner stets durchaus ritterlichen Haltung in seiner öffentlichen Besprechung der Insektentheorie nicht trotzdem vereinbar, wenn er im Kreise der Freunde und Schüler die Theorie von der Wirbelsäule der Insekten gespächsweise so beurteilt hätte, wie es ihm natürlich war und wie sie es verdiente? Jedenfalls war Geoffroy schon damals der Ansicht, daß Cuvier sich mündlich abfällig geäußert habe und gab dem in jenem Zitat auch schroffen Ausdruck: „Mißbilligende

allgemeine Ausdrücke, an Orten wo ich mich nicht einfinden kann, verbreitet, sind keine Beweise und gewiß will ein Freund mich nicht beleidigen. Möge[3]) also Herr Cuvier sich bald erklären! Die Richtung, welche seine Werke der philosophischen Anatomie gegeben haben, die Stütze, welche er fortdauernd einer Wissenschaft schuldig ist die ihm so viel Ruhm gab, die Erwartung des ganzen gelehrten Europa – alles macht es ihm zur Pflicht". Es ist natürlich zu viel gesagt, wenn Kohlbrugge aus diesen Worten herausliest, daß Geoffroy nur mit dem von „der konkreten Schule" zusammengebrachten Tatsachenmaterial operierte. Das Tatsachenmaterial war gewiß auch von Cuvier gesammelt worden; doch hatte, wie wir gesehen haben, auch Geoffroy seinen reichlichen Anteil darangehabt und wohl nur Courtoisie ließ ihn Cuvier diese Huldigung darbringen, während es doch damals und heute ganz allgemein üblich und erlaubt war und ist, die Befunde anderer, ordnungsgemäß zitiert, zu verwerten.

Die Folge zeigte, daß nach und nach Cuvier zu einer stärker kritischen Haltung gedrängt wurde. Schuld daran trug zweifellos Geoffroy, indem er, im Gefühle des Besitzes seiner neuen Theorie, eine Fülle neuer Abhandlungen veröffentlichte, in denen nun die allergewagtesten Vergleiche aufgestellt wurden. Sie zogen sich durch die Jahre 1822 bis 1826 hin und es fanden diese Abhandlungen regelmäßig eine Besprechung in Cuvier's Jahresberichten[4]), so 1821 und 22 die Abhandlungen über die Monstrositäten, die einen 2. Teil der „Philosophie anatomique" einleiteten, und auch neue Vergleiche zwischen der Wirbelsäule und dem Hautskelett der Insekten brachten, 1823 eine Vergleichung der Geschlechtsorgane bei oviparen und viviparen Tieren, 1824 die Wirbeltheorie des Schädels, 1825 eine Fortsetzung dieser Arbeiten und weitere Vergleiche des Operkularapparates und des Visceralskelettes. Schon das Referat im Jahre 1821 war nicht ohne Schärfe; im Jahre 1823 äußerte er sich an einer Stelle deutlich ironisch über Geoffroy's Behauptung, die Huftiere besäßen keinen Kanonknochen, sondern zwei Metakarpalien oder Metatarsalien; im Jahre 1824 findet sich eine scharf ablehnende Bemerkung gegen die in Deutschland blühende Naturphilosophie; er hebt dann die starken Divergenzen zwischen seinen und Geoffroy's Deutungen gewisser Teile des Krokodil-

3) Kohlbrugge (p. 68) zitiert diese Stelle erst von hier an. Der vorhergehende Satz erscheint mir aber als nicht unwichtig für die Beurteilung des ganzen Sachverhalts.

4) Ich kann leider nicht beurteilen, ob diese erst vom Jahre 1834 datierten Berichte schon damals erschienen sind, oder ob es sich um hinterlassene Schriften Cuvier's handelt. Da Kohlbrugge erklärt, Cuvier habe damals beharrlich geschwiegen, so möchte ich mit meinem Urteil vorsichtig sein. Aber selbst wenn Cuvier die Referate damals nicht veröffentlicht hat, geben sie doch einen guten Einblick in die sich Jahr für Jahr steigende Abneigung Cuvier's gegen Geoffroy's Studien.

schädels hervor. Im folgenden Jahre wird die Sprache deutlich ungeduldig gegenüber dem dauernden Wechsel, dem Geoffroy's Ansichten über die Homologien der Schädelknochen in völlig willkürlicher Weise unterzogen wurden. Hier wird auch ohne weiteren kritischen Zusatz (p. 166) Geoffroy's Annahme einer Abstammung der Krokodile von fossilen Formen erwähnt (p. 166).

Man sieht, daß bereits vier Jahre vor dem öffentlichen Entbrennen des Akademiestreites die Stimmung zwischen beiden Männern nicht mehr die alte war. Kohlbrugge (p. 98 Anm. 14) weist aus Cuvier's Korrespondenz nach, daß bereits im Jahre 1824 „die Entzweiung der alten Freunde" bestanden hat. Er verfolgt dann die letzte Entwicklung des Verhältnisses bis zu zwei Vorfällen der Jahre 1828 und 1829, wo Cuvier (1828) sich gegen die Naturphilosophie wandte und Geoffroy in einer Rede in der Akademie erwiderte. Im Jahre 1829 fand dann ein heftigerer Zusammenstoß statt, über den Kohlbrugge nicht im Haupttext, sondern nur in der Anmerkung berichtet: „Im Jahre 1829 sprach Cuvier dann nochmals kritisch über die Naturphilosophie in einer Sitzung der Akademie. Geoffroy behauptete, er habe ihn dabei scharf angesehen, und dies war dem reizbaren Manne ein neuer Anlaß, um einen Artikel zu seiner Verteidigung loszulassen." Wir geben die Episode nun nach Geoffroy's eigenen Worten (1830, p. 188) folgendermaßen wieder: „Cuvier legte am 12. Oktober 1829 einen Bericht über einen parasitischen Wurm vor mit der Bemerkung, gewisse andere Leute würden daraus gewiß ein System errichtet haben und mit erhobener Stimme und den Blick auf Geoffroy richtend fuhr er fort: „Ich habe mich seit langem an die Wiedergabe von Tatsachen gehalten und beschränke mich auf eine Beschreibung." Am 19. Oktober antwortete dann Geoffroy bei Vorlegung einer Abhandlung über siamesische Zwillinge: „Hier liegt kein leeres Hirngespinst vor, sondern ein Kernpunkt wissenschaftlicher Geschehnisse und Aufgaben, eine Art Erläuterung der Bedürfnisse der Zeit, die im rechten Moment kommt und durch den Fortschritt des menschlichen Geistes erzeugt wird. Und um recht deutlich zu werden, so will ich bemerken, daß nach der Schilderung positiver Tatsachen ihre wissenschaftlichen Konsequenzen kommen müssen, so wie nach dem Behauen der Steine ihre Verwendung. Was nützten denn sonst die Materialien? Wenn man sie nicht vereinigt und bei einem Bau benutzt, sind sie unnütz ... Die Anatomie war lange beschreibend und sondernd. Nichts wird sie mehr aufhalten auf ihrem Wege, allgemein und philosophisch zu werden."

Ob der Angriff Cuvier's nun nur, wie Kohlbrugge dartun will, in Geoffroy's Wahnidee existierte, lassen wir dahingestellt; Kohlbrugge's Sache wäre es unseres Erachtens, dies zu beweisen.

2.

So kam es am 15. Februar 1830 zu dem Zusammenstoß zwischen den beiden großen Gegnern: Geoffroy war 58, Cuvier 61 Jahre alt; beide standen also in einem Lebensalter, in dem eine Änderung wissenschaftlicher Grundanschauungen nicht mehr wahrscheinlich ist. Die Aussprache konnte also nur den Sinn haben, die eigenen Ideen zu rechtfertigen, nicht aber, den Gegner zu überzeugen. Der unmittelbare Anlaß bestand darin, daß Geoffroy die Arbeit zweier Zoologen, Meyranx und Laurencet lobend vorlegte, in der die Wirbeltiere und Tintenfische verglichen wurden, derart, daß die Organisation der Tintenfische im Grund als die der Wirbeltiere anzusehen sei, sobald man sich vorstelle, daß ein Wirbeltier über den Rücken hin zusammengefaltet würde. Cuvier erhob, besonders verletzt durch gewisse Bemerkungen Geoffroy's, Einspruch gegen jene Vergleichung und widerlegte in der folgenden Sitzung die Arbeit der beiden von Geoffroy empfohlenen Forscher. Er ging bereits in dieser Sitzung auf das allgemeine Gebiet über, auf das ihm Geoffroy folgte. Es entspann sich dann eine eingehende Verhandlung, in der das Für und Wider der Geoffroy'schen Lehren erörtert wurde. Sie zog sich bis zum 15. April hin, wo Geoffroy einen zusammenfassenden Bericht im Druck erscheinen ließ (die sogen. „Philosophie Zoologique"). Die Debatte flammte am 12. Juli wieder auf und führte dann namentlich im Oktober nochmals zu grundsätzlichen Erörterungen, die am 25. Oktober einschlieten. Durch das ganze Jahr 1831 und den Anfang des Jahres 1832 zogen sich dann Streitigkeiten zwischen beiden Gelehrten hin, die erst mit Cuvier's Tode zu Ende kamen.

Da Kohlbrugge sehr ausführlich über den Gang der Verhandlungen berichtet hat und die zeitgenössische Literatur (Tageszeitungen und Wissenschaftliche Zeitschriften) genau zitiert, erblicken wir, wie schon in der Einleitung bemerkt, unsere Aufgabe vor allem in einer ausführlichen Wiedergabe dessen, was Geoffroy selbst über den ersten Teil der Erörterungen sagt. Die Urteile Kohlbrugge's setze ich zur Orientierung des Lesers in der ersten Kolumne dazu.

Die Erwiderungen Cuvier's habe ich nach dem Journal des Débats gegeben. Die Originalaufsätze Cuvier's die diesen Auszügen zugrunde liegen, habe ich verglichen (Revue encyclopédique Bd. 46 und Annales des sciences nat. Bd. 19) und die Abweichungen für unsere Zwecke im Gegensatz zu Kohlbrugge's Meinung doch als ganz unwesentlich befunden.

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
15. Febr.	p. 72. Die Bestrebungen von M. und L. berührten Geoffroy angenehm. „Er freute sich über diese neuen Alliierten, empfahl deren Werk . . .". „Er ging aber noch einen Schritt weiter." . . . Cuvier hatte in einer Arbeit . . . an den Kopffüßern gezeigt, daß die wirbellosen Tiere so ganz anders gebaut seien als die Wirbeltiere, so daß man sie nicht vergleichen dürfe. Diese alte Schrift griff Geoffroy nun scharf an, weil sie sich mit seinen Auffassungen nicht vereinigen ließe. Der Angriff war nicht persönlich durch beleidigende Ausdrücke, sondern durch die gewaltige Überhebung, wodurch Cuvier's Auffassung als eine veraltete, einseitige und ganz unbrauchbare zur Seite geschoben wurde" (p. 100, Anm. 27). — Cuvier hätte die Phantasien Geoffroy's wohl unbeantwortet gelassen, wenn ihn nicht der unerwartete, persönliche Angriff herausgefordert hätte. Er antwortete aus dem Stegreif und wies den Angriff und die damit verbundenen Phantasien zurück. Viele Akademiker waren über den plötzlichen Angriff ungehalten und forderten von Geoffroy, daß er gewisse für Cuvier besonders anstößige Stellen aus seinem Rapport streichen solle, ehe er gedruckt würde.	p. 29—52. Gibt mit Latreille sein Gutachten über Laurencet's und Meyranx' Molluskenarbeit ab. Beabsichtigt darin nur den Fleiß der Verfasser und ihre Umsicht zu loben. Sie rechtfertigen die Einheit der organischen „Composition". Die Verfasser haben eine gute Idee gehabt; wenn sie vielleicht auch nicht zum Ziele gelangt sind, so haben sie doch den richtigen Weg zum Ziele gezeigt. — [Man hat auch das Gegenteil behauptet, die Natur gehe unvermittelt von einem Plan zum anderen über, die Mollusken stünden ganz für sich allein. Dieser Lehre gegenüber sei jetzt die Aufgabe entstanden, nicht zu trennen, sondern „la connaissance de la ressemblance philosophique des êtres" zu verbreiten.] Cuvier antwortete mit einer „Improvisation ardente aussi qu'amère". In dem Sitzungsbericht ließ Geoffroy auf Wunsch der Akademie die eingeklammerte Stelle, als für Cuvier verletzend, weg.	Journal d. D. vom 23. Februar 1830. Cuvier konnte den Bericht nicht vorübergehen lassen ohne im Sinne derjenigen Ansicht Widerspruch zu erheben, die er in seinen Schriften geäußert und vertreten hat, der aber durch diese neue Arbeit entgegengetreten wird. Doch war es unmöglich in wenigen Augenblicken die Sache erschöpfend zu behandeln.
22. Febr.	p. 73. Cuvier „bewies mit 2 deutlichen Zeichnungen, daß, wenn man auch zugeben wollte, daß die Kopffüßer rückwärts gefaltete Wirbeltiere seien, man dadurch doch nur die gegenseitige Lage von After und Mund erklären könne, während die großen Unter-	p. 53—72 Erster Gegenbeweis Cuvier's oder Betrachtungen über die Mollusken. [Abdruck aus dem Journ. d. Deb. (rechts danebenstehend) nebst Fußnoten Geoffroy's (hierunter folg.).]	Journ. d. D. vom 23. Februar 1830. „Zur Ergänzung hat Cuvier heute eine Abhandlung vorgetragen, die sich durch vollkommene Methodik und Klarheit sowie durch den reizvollen Stil auszeichnet, die alle Schriften des Verfassers auszeichnet". [Geoffroy gibt den

schiede nicht aufgehoben seien. Seine früher gezogene Trennungslinie blieb also zu Recht bestehen.

Geoffroy's Behauptungen und die seiner Schützlinge wurden damit vollständig zur Seite geschoben und die von der Natur gegebenen Grenzlinien deutlich angewiesen".

p. 73 Cuvier beschränkte sich aber nicht auf die Kopffüßer, sondern ging auch weiter auf die Idee „Unité de composition" ein. Er verwarf diese auch für die höheren Tiere und wollte für diese nur gewisse Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten zugeben. Dies bewies er (erst am 1. März, nicht am 22. Februar) z. B. am Zungenbein der Vögel, das nicht ohne weiteres mit dem der Säugetiere verglichen werden könne. Soweit die Wirbeltiere aber gewisse Ähnlichkeiten zeigen, sei deren Kenntnis durchaus nicht der naturphilosophischen Schule zu danken, sondern schon durch Aristoteles gelehrt worden.

Cuvier's Geduld war eben erschöpft und er hatte ein Recht sich zu wehren. Ob er nicht klüger gehandelt hätte, um gegenüber diesem jähzornigen reizbaren Mann, der ein wahrer Fanatiker der naturphilosophischen Schule war, in der alten reservierten Haltung zu beharren, ist eine andere, schwierig zu beantwortende Frage."

Fußnoten Geoffroy's (nicht in der Verhandlung selbst vorgetragen, sondern in der Philosophie zoologique angefügt)

*) Gewiß besteht eine Kluft zwischen Mollusken und Fischen, ebenso wie zwischen der Breite der Seine bei Paris und Rouen. Hier kann man das Intervall leicht ausfüllen, dort ist es schwerer; Arbeiten zahlreicher Naturforscher wären dazu noch erforderlich.

*) Cuvier sagte im Dictionnaire des sciences naturelles von Levrant: „Der Gedanke der Einheit stammt aus dem Pantheismus; beruht auf falscher Vorstellung von Kausalität, als ob jedes Wesen mit Beziehung auf ein anderes erschaffen wäre, — während jedes Wesen für sich erschaffen ist und seine Gesetze nur in sich trägt.

Ich (Geoffroy) als Antwort in der Encyclopédie moderne von Courtin: Das versteht sich von selbst, daß jedes Tier eine

Bericht wieder (p. 53—72). Seitenzahlen nach dem Abdruck bei Geoffroy]. Wenn auch die Mollusken eine ähnlich reiche Organisation haben, wie die Wirbeltiere, so sind sie doch nicht nach demselben Plan gebaut *). Schon für eine einzige Klasse gibt es keinen einheitlichen „Plan", geschweige denn für verschiedene Klassen (56). Dies habe ich zwar deutlich, aber gemäßigt-wissenschaftlich und höflich, wie es einem wohlerzogenen Menschen geziemt, kürzlich ausgesprochen (Histoire des Poissons). Geoffroy habe erklärt, daß die Theorie von L. und M. richtig sei und alles widerlege, was ich selbst über die Trennung der Wirbeltiere von den Mollusken ausgesprochen habe. Er ist weitergegangen und hat erklärt, die ganze Zoologie sei bisher ohne solide Grundlage, sei auf Sand gebaut. Diese Grundlage könne von einem gewissen Prinzip geliefert werden, das er „Unité de Composition" nennt (58). Beabsichtigt mit der gleichen Höflichkeit sich und seine Ansichten zu verteidigen, mit der G. neulich und seit 10 Jahren die eigenen gegen ihn (Cuvier) verteidigt hat. Notwendig aber zuerst klare Definitionen Was heißt „composition" und „plan"? Erläutert an der Zusammenordnung (composition) eines Hauses**) und seinem Situationsplan („plan") (60). Man könne sagen, zwei Häuser, zwei Tiere haben dieselbe Komposition, denselben Plan — aber was heißt „Unité de plan"? (61), die nunmehr die Grundlage der Zoologie bilden solle? Das könne niemand definieren (62).

Unité de plan bedeute bei Geoffroy und seiner Schule nicht Identität, sondern größere oder kleinere Ähnlichkeit: Ressemblance de composition und Ressemblance de plan. Sollte es „Identität" sein, so genüge die Sektion eines Vogels und eines Fisches, um die Behauptung zu widerlegen. Handele es sich aber um Ähnlichkeit, so seien die mystischen Wolken zerstreut

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
		Einheit ist. Aber die Ähnlichkeiten sind vorhanden, die man sich intellektuell unter dem Bilde einer Stadt mit ihren Gebäuden vorstellen kann. Die Ähnlichkeiten sollen nicht kausal, sondern nur deskriptiv genommen werden. Ein Schloß ist vorher keine Hütte gewesen, die dann zum Haus, dann zu Herrenwohnsitz, endlich zum Königsschloß ausgebaut worden wäre. Genetische Spekulationen eines „Telliamed" werden abgelehnt.	und es ergebe sich anstatt einer „neuen Basis" der Zoologie das älteste, bekannteste und ehrwürdigste Prinzip der Zoologie, das schon Aristoteles gekannt habe. Verdienste Geoffroy's in der Erforschung dieser Ähnlichkeiten; doch habe er nur die Basis der Zoologie verbreitert, keine neue geliefert. Trotz bestehender Ähnlichkeiten dürfe nicht verallgemeinert werden. Zwischen Ähnlichkeiten der Tiere und Einheit der Komposition sei ein Unterschied wie zwischen Mensch und Monade (65). Dies Prinzip der Ähnlichkeiten spielt auch keine wesentliche Rolle. Ihm übergeordnet das Prinzip der Existenzbedingungen und der Zweckmäßigkeit. Dies ist fruchtbarer und steht höher (65) für die Beurteilung der Rolle die ein Tier in der Natur spielen muß***). „Dies ist das wahre philosophische Prinzip, aus dem sich überhaupt erst die Möglichkeit von Ähnlichkeiten und die Notwendigkeit von Unähnlichkeiten herleiten läßt. Das ist das rationelle Prinzip aus dem die Geoffroy'schen Prinzipien sich herleiten und in dem sie ihre Grenzen finden" (67). Die Geoffroy'schen Prinzipien sind bereits seit 2000 Jahren bekannt (Aristoteles). Die Naturforscher hätten nur zu
		*) Ich kenne kein Tier, das eine Rolle spielen „muß". Diese Idee liefert kein brauchbares Prinzip. Gegen diesen schweren Irrtum lehne ich mich bis aufs äußerste auf und glaube damit der Philosophie einen Dienst zu erweisen. Der Mißbrauch der Causae finales verwechselt Ursachen und Wirkungen. Die Vögel sind nicht für den Flug geschaffen, sondern ihre Organisation befähigt sie zu fliegen. Die Funktionen vor die Organisation zu stellen, heißt die Ordnung der Dinge umkehren. Jedes Wesen ist mit bestimmten materiellen Bedingungen in seiner Organisation aus der Hand des Schöpfers hervorgegangen. Es vermag zu leisten, wozu es in seiner Organisation durch Fähigkeiten veranlagt sei.	

prüfen wie weit die Ähnlichkeiten da wären und wo keine mehr wären, habe die Sache ihr Ende. Das sei die Aufgabe der Vergleichenden Anatomie, die aber nicht etwa eine neue Wissenschaft, sondern schon zu Aristoteles' Zeiten dagewesen sei (67). Widerlegung der Theorie von M. und L., daß die Salpen über den Rücken gefaltete Wirbeltiere seien. „Wie kann man angesichts der Unterschiede von Identité de Composition, Unité de Composition sprechen, ohne die Wörter ihres gewöhnlichen Sprachsinnes zu berauben" (70).

p. 73. Geoffroy war nach Streichung des beanstandeten Passus des Glaubens, daß damit die Sache abgetan sei.

„Cuvier aber war anderer Auffassung. Er war in offener Sitzung ganz unvorbereitet angegriffen worden und wünschte nun sein Werk in der nächsten Sitzung zu verteidigen. Vielleicht fand er die ihm gebotene Gelegenheit, den von L. und M. ausgekramten Unsinn auch besonders geeignet, um ein für allemal zu zeigen, wie unbegründet solche Vergleichungen sind."

p. 74. Geoffroy antwortete Cuvier zwar sofort in der Sitzung vom 23. Februar, verlangte aber in der nächsten Sitzung nochmals gehört zu werden, um sich nach ruhiger Vorbereitung besser verteidigen zu können.

Improvisierte Antwort Geoffroy's auf vorstehende Rede Cuvier's (Phil. zool. 73—80):

Wir alle glaubten Cuvier durch unser freundliches Entgegenkommen (wohl die Ausmerzung der Stelle aus dem ersten Bericht) besänftigt. Die Wolke zwischen uns ist aber nicht verschwunden. Trotz meines Bedauerns empfinde ich Genugtuung, da nun endlich mein Kollege an die tiefen Probleme herantritt, die wir beide bisher verschieden behandelt haben. Hierüber müssen Erklärungen stattfinden.

1. Die Einzelheiten der Molluskenvergleichung gehen nur die beiden Verfasser an. Ich habe sie nur gelobt, weil sie mutig einen neuen Weg gegangen sind und eine vertiefte Vergleichung der Organismen verlangten. Ich halte nur soviel aufrecht, daß Mollusken und Fische zahlreiche Organe gemeinsam haben und daß es wahrscheinlicher ist, beide „irgendwie" (77) auf eine Einheit des Baues zurückzuführen, als das Gegenteil.

2. Cuvier's Darstellung greift unmittelbar die Grundlage meiner Lehre an. Es könnte hiernach scheinen, als ob sie zu den Irrlehren gehöre, wie sie

Diese Antwort steht nicht im Journal des Débats, wird darin auch nicht erwähnt.

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
		oft aus richtigen Voraussetzungen und philosophischen Hirngespinsten entstehen, und durch den Mißbrauch in der Anwendung richtiger Gedanken (bonnes choses) ausgebrütet werden. Dieser Teil der Cuvier'schen Ausführungen geht mich also unmittelbar an. Mein Lebenswerk von 40 Jahren ist in Frage gestellt. Cuvier's Rede hat mich bisher aber in meiner innersten Überzeugung nicht erschüttert. Weiteres in der nächsten Sitzung.	
1. März 1830	p. 74. G. war so klug, in dieser Sitzung alle Vergleiche zwischen Wirbellosen und Wirbeltieren zur Seite zu lassen und sich auf die Wirbeltiere zu beschränken, um wenigstens für diese die Unité de composition aufrecht zu erhalten. (Dies allgemeine Gebiet hatte Cuvier zuerst betreten; Geoffroy folgte ihm nur darauf nach; vgl. Sitzung vom 23. II. L.) Für die Wirbeltiere mußte ja auch Cuvier gewisse Ähnlichkeiten zugeben.	Geoffroy hält seinen Vortrag über die Theorie der Analogien, um sie als neue Wissenschaft einzuführen und ihre praktische Brauchbarkeit darzutun" (81—108). Notwendig alle verletzenden Anspielungen zu vergessen. Es handelt sich um Lebensfragen der Philosophie. Sucht keinen Erfolg durch oratorische Gaben (wohl mit Bezug auf die Bemerkung im Journ. d. D. vom 23. II. s. o. S. 402). Seine Tätigkeit bei der Begründung und Ordnung der Sammlungen führte ihn auf die Tatsache, daß bei verschiedenen Arten die Ähnlichkeiten trotz aller Unterschiede bestehen blieben. Alle organischen Materialien waren stets in ihrer Gesamtheit vorhanden. Geringe Änderungen der Dimensionen genügten, die Art zu ändern; die rapports essentiels änderten sich nicht (83). In den Sammlungsschränken verschwanden in einiger Entfernung alle geringeren Unterschiede. Dort stand auf den Regalen nur der unendlich oft wiederholte und vervielfältigte Typus des Vogels. Desgl. „Embranchement des vertébrés". Ähnliche Übereinstimmung ergeben die Weichteile (85). Ein unenträtselbares Etwas liegt vor. Alle Tiere sind entschiedenermaßen das Produkt eines gleichen Systems der Komposition, sie sind die Vereinigung organischer Teile, die sich gleichförmig wiederholen (85).	
		[Bemerkung über die Terminologie, die nicht in grammatische Haarspaltereien ausarten dürfe. Unité nicht im philosophischen Sinne, sondern in der Natur stets eine Vielheit der Dinge, Komposition besser durch Relation oder Konnexion zu ersetzen. Anmerkung Geoffroy's bei der Herausgabe der Phil. zoolog.]	
	p. 75. Auch ist es beachtenswert, daß Geoffroy zugab, daß er mit dem Ausdruck „Unité de Composition" zu weit gegangen sei, warum er ihn durch den neuen „Théorie des analogues" ersetzte (? dieser Ausdruck stammt doch	Unité de composition organique nur eine terminologisch-methodische Zusammenziehung des Ausdrucks „unité de système dans la composition et l'arrangement des parties organiques", ähnlich wie Leibniz' unité dans la variété. — Das Prinzip ist gewiß aristotelisch. Aber es lag mir an der Nachprüfung trotz der Autorität des Aristoteles; aber da, wo man bis dahin nur Unterschiede gesehen hatte, sah ich nun Ähnlichkeiten und darin kam ich über Aristoteles hinaus zu der Überzeugung, die ich jetzt klar und tief	

bereits aus der Philosophie anatomique 1818. L.).

Außerdem hatte er nicht ganz unrecht, wenn er behauptete, daß diese Übereinstimmungen im Körperbau nicht durch Aristoteles nachgewiesen seien. Damit war aber nicht belegt, daß sie seine Entdeckungen oder die der naturphilosophischen Schule seien. Sie stammten ja von d'Aubenton, Camper und Vicq d'Azyr her. Cuvier hatte Recht, als er von Geoffroy's Unité de Composition sagte: „Une théorie qui n'est vraie que dans ce qu'elle a d'ancien et qui n'a de nouveau que l'extension erronée."

(Die beistehende Fassung Geoffroy's, besonders Punkt 6, lehrt die Ansicht Kohlbrugge's richtig einschätzen. Die Methodik der hege (84). Auf Aristoteles' Spuren sind viele außer mir gegangen. So sollte man meinen, Cuvier und ich könnten uns leicht verständigen (91). Doch der Unterschied zwischen uns ist größer, als er selbst es ahnt. 1. Cuvier will die Ähnlichkeiten nur in engen Grenzen zulassen. Er will sie möglichst einschränken, ich sie möglichst ausdehnen (91). Dies ist zu erklären a) weil jeder sein Urteil in sich selbst trägt, b) weil die einen mehr in die Breite, die anderen mehr in die Tiefe zu gehen streben (91). 2. Ich habe mit meiner Methode gewisse Entdeckungen gemacht, da ich fand, daß die Schädel der Säugetierembryonen den Schädeln erwachsener oviparer Wirbeltiere ähnlich sind [Biogenetisches Gesetz! L.], habe ferner die Gleichwertigkeit von Quadratum der Vögel und Ohrkapsel erkannt. Wie kann C. da behaupten, ich habe nur die vorhandene Grundlage der Zoologie erweitert! (92). Es darf und kann nicht zugegeben werden, daß Aristoteles' Schriften eine Quelle für diese Wissenschaft seien. Man könnte sagen, was er a priori geahnt habe, habe ich a posteriori durch die vergleichende Anatomie festgestellt. Aristoteles hat der Nachwelt einen Haufen allgemeiner konfuser Gedanken, teils wahrer, teils falscher hinterlassen: die wahren zogen überlegene Geister an, die falschen fanden gleichzeitig Beifall und veranlaßten vorzugsweise zum Studium der Verschiedenheiten (93).

Aristoteles hält sich nur an Formen und Funktionen. Beides ist unrationell. Wohin hat das geführt! Werke der Ichthyologie und Veterinäranatomie sprechen von den Formen so, als ob es Fische oder Haustiere allein gebe, deren Teile bei anderen Tieren nicht vorkämen. Die Formen sind flüchtig: die Funktionen ändern sich, nur die Teile bleiben sich gleich (z. B. vordere Extremität als Pfote, Kralle, Hand, Flügel, Ruder, Teil des Beines) (97).

Sechs Punkte, die dafür sprechen, daß die Theorie der Analogien keine verkappte aristotelische Lehre sei. 1. Sie geht nicht wie bei A. von der Betrachtung der Formen und Funktionen aus. — 2. Sie verbreitert nicht nur das alte Fundament — sie stürzt es um, denn sie empfiehlt es nur als Element der Betrachtung für die Anfangsstudien. 3. Sie geht von anderen Prinzipien aus. Nicht ein Organ in seiner Gesamtheit ist einem anderen gleichwertig — sondern die Materialien, aus denen sie zusammengesetzt sind.

Beispiel: Das Zungenbein besteht beim Menschen aus weniger Teilen als bei der Katze. Die aristotelische Lehre hält beide für analog, da sie gleiche Funktion haben. Die Theorie der Analogien kümmert sich nicht um die Funktion, sondern fragt: wo sind die fehlenden Stücke? (98).

4. Ihr Ziel ist ein anderes, da sie eine mathematisch genaue Analyse der Materialien verlangt. 5. Sie wird ein Hilfsmittel für Entdeckungen. Die beim Menschen vermißten Teile des Zungenbeins haben sich infolge der aufrechten Haltung des Kopfes nicht ausgebildet.

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
	Vergleichung war Geoffroy's unbestreitbares geistiges Eigentum (cf. Owen, O. Schmid, Spemann, L.)	Ein Rest des Zungenbeinapparates ist der Proc. styloides des Menschen, der aber bisher nur als spitzer Fortsatz des Schädels angesehen ward. 6. Sie ist der Methode nach ausschließlich anatomisch, nicht anatomisch und physiologisch gleichzeitig (98—104). Umbildung (Metamorphose) identischer Elemente (Nägel, Hufe, Krallen) nicht nur für die Augen des Geistes sichtbar, sondern für die leiblichen Augen durch das Studium der Mißbildungen. Die Mittelfinger der Wiederkäuer und Perissodactylier eine Art Hyperplasie der Skelettteile und Nägel Fälle vielzehiger Pferde (106), wo die Hufe zarter, echte Nägel, waren. Die weitere und grundlegende Frage, die Differenz zwischen Cuvier und mir, ist die, ob man mit Cuvier das Gebiet der philosophischen Erörterungen (d. h. also der Vergleichungen. L.) mehr und mehr einengen, oder gemäß meiner Lehre mehr und mehr erweitern soll. Dies wird in der nächsten Sitzung behandelt werden.	
22. März	p. 75. „Bezeichnend für beider Charakter ist weiter folgendes: Am 22. März waren beide mit ausgearbeiteten Vorträgen zum Wort gelangt und zwar Geoffroy nach Cuvier. Ersterer ergriff nun in der folgenden Sitzung wieder das Wort (vgl. weiter S. 413).	Bemerkungen Geoffroy's in der Phil. zool. zu Cuvier's Erwiderung. *) Ich habe kein „Zugeständnis" gemacht, sondern nur einige Bezeichnungen, die man mir zugeschrieben hat, als ungenau erklärt.	Erwiderung Cuvier's nach dem Text des J. d. D. vom 23. März 1830. Seitenzahlen nach dem Abdruck bei Geoffroy. Geoffroy hat ein Zugeständnis gemacht, indem er „unité de plan" und „unité de composition" nicht als Identität sondern als Analogie bezeichnet sehen will (140)*). Knüpft an die beiden Hauptpunkte G.'s an „Die Theorie der Analogien" 1. sehe ab von Formen und Funktionen und halte sich nur an die Materialien der Organe, 2. herrsche ausschließlich in der Identität der konstituierenden Elemente und erkenne hierin keine Grenzen an.

Der erste Punkt ist bedeutungslos, da niemals irgend ein Anatom die Organe einzig nach ihrer Funktion verglichen hat. — Wichtiger der zweite Punkt: Gibt es Grenzen für die Analogien und welche sind das — oder gibt es keine Grenzen? Hier bereitet die Terminologie schon Schwierigkeiten. Was sind „Elemente"? Sind es stets dieselben? Stets in derselben Verbindung? Was sind „analogies universelles"**)? Geoffroy möge hierauf klar und präzise antworten (142). G. habe erklärt: Die Tiere seien eine Zusammensetzung von organischen Bestandteilen, die sich einförmig wiederholten. Treffe das zu für die Meduse und die Giraffe, für den Elefanten und den Seestern***)? G. weiß selbst, daß das nicht der Fall ist. Viele Teile wiederholen sich nicht gleichförmig — eine Menge von Teilen wiederholt sich gar nicht.

Hinsichtlich des Zungenbeins behauptet C. entgegen Geoffroy

1. daß das Zungenbein an Zahl seiner Teile selbst zwischen benachbarten Genera schwankt. — 2. Daß es in seinen „Connexionen" schwankt. — 3. Daß man die allgemeinen Ausdrücke „Analogie", „unité de composition", „unité de plan", wie man sie auch verstehen möge — auf das Zungenbein nicht anwenden könne. — 4. Daß es Tiere — eine Menge Tiere — ohne jede Spur eines Zungenbeins gebe, daß man also auch nicht einmal von der Analogie seiner Existenz sprechen könne (145).

Dem gegenüber die positiven Sätze: 1. Innerhalb einer Klasse schwankt das Zungenbein zwar in der Zahl seiner Elemente, ist indessen durch seine Beziehungen zur Nachbarschaft stets gleich angeordnet. 2. Von einer Klasse zur anderen schwankt es in Zusammensetzung und Beziehung. 3. Diese Schwankungen sind die Folge der Funktionen. 4. Außerhalb des Tierstammes der Wirbeltiere gibt es kein Zungenbein. So unterscheiden sich Stämme durch fehlende Organe, Klassen durch Organe, die

**) Analogie universelle ist von mir nie angewendet worden und ist ein „Non-sens".

) Es wäre töricht, behaupten zu wollen, daß, wenn z. B. der Seestern aus 24 Buchstaben bestehe, nun auch der Elefant aus denselben 24 Buchstaben bestehen müsse. Aber dieselben Elemente entwickeln sich, wie die Kaulquappe aus dem Ei entsteht und ihrerseits zum Frosch wird. Auch die Leiter der Wesen entsteht so und dadurch treten Änderungen der Tiere nach Zahl und Komplikation der Elemente ein. Aber all diesen Veränderungen liegt ein einheitliches Prinzip zugrunde, das sich uns unendlich in der Tierreihe wiederholt (144).

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
		†) „Prinzipien“ sind nicht dasselbe, was „Resultate“ sind. Die systematische Einteilung ist ein Forschungsresultat und kein Prinzip. Die systematische Einteilung gehört nicht in die Debatte hinein.	an Zusammensetzung und Verbindung variieren, Familien und Genera durch abweichende Form und Zusammensetzung der Organe. Das sind Gesetze (Principes)†) die wenigstens das Verdienst der Klarheit, aber vor allem das der Wahrheit haben. Auf ihnen beruht die Zoologie und vergleichende Anatomie, mag man sagen was man wolle (147). Will man weitere Verallgemeinerungen vornehmen, so werden trotz alles Aufputzes und aller Rhetorik nur die Ignoranten (qui ne connaissent point les faits) sie sofort aufs Wort annehmen (147). Cuvier bespricht die Abweichungen im Bau des Hyoidapparates bei Luft- und Wassertieren. Zunächst bei Menschen und Affen (bei letzteren keine Verknöcherung des Lig. Stylo-hyoideum, kein Proc. styloides, Körper z. T. durch Luftsäcke ausgedehnt). Wir „Naturalistes ordinaires“ erklären uns das durch die Herrschaft der Funktion (149). Übergang zu den Vögeln: „c'est tout autre chose; grande et sensible hiatus“ (155). Erörterung der Theorie Geoffroy's (vgl. Phil. anatom. 1818 § 11). Wenn ein Skeletteil sich „drehen“ soll — wie ist das mit Muskeln, Gefäßen, Nerven zu vereinigen (157) — Hinweis auf die Reptilien, die bis auf die Krokodile, ein höchst kompliziertes Hyoid haben. — Es gibt also Zungenbeine mit 2, 3, 4, 7, 9 bis 17 Stücken; solche, die am Schädel hängen oder ihn umgreifen oder bis in den Schnabel reichen u. s. w. Wir „gewöhnlichen Naturbeschreiber“ begreifen diese Verschiedenheiten leicht, weil sie aus dem Gebrauch herstammen, den die Natur von den Organen macht (159). Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten bilden die Tiere, wie sie eben sind. Hierin Identitäten, Analogien zu sehen, würde, wenn es auch nur die kleinste Wahrscheinlichkeit hätte, die Natur in Sklavenketten binden, in die sie G. glücklicherweise nicht gebunden hat. Man würde die Organismen nicht mehr verstehen, auch ihre Beziehungen zu einander nicht mehr, die Welt wäre ein unlösbares Rätsel. Studenten sollen nicht glauben, daß alles eins wäre und es nur eine oder zwei Krankheiten gebe (160). — Es gibt noch viel zu entdecken. Die Enge der G.'schen Methode würde aber alle Entdeckungen unmöglich machen“.

Geoffroy setzt, nachdem er das letzte Mal die Stellung seiner Theorie zur Aristotelischen Zoologie erörtert hat, seine Erwiderung fort mit der Erörterung der zweiten Frage, ob man die Lehre von den Ähnlichkeiten weiter oder enger fassen müsse und wieweit. Er will dies darlegen an 3 Problemen

1. an der Entstehung der Mißbildungen,
2. am Bau des knöchernen Kopfes,
3. an den Beziehungen zwischen Wirbeltieren und Insekten.

Erörtert zunächst die Stellung der Mollusken. Ihr Abstand von den Fischen. Aber nicht grundsätzlich getrennt, ebensowenig wie der Sproß vom Zweig getrennt ist (1 L). Die Stufenleiter der Wesen entsteht durch Entwicklung von Formen, die auf verschiedenen Entwicklungsstadien gehemmt werden (114 15). Diese Hemmungen stellen die verschiedenen Stufen der Leiter dar. Unrationell ist es, entfernte Stufen vergleichen zu wollen, ohne die anneaux intermédiaires zu kennen. Trotzdem dürfe man einen gemeinsamen Plan der Organisation so wenig leugnen, wie zwischen dem Sproß einer Weinrebe und dem mit Trauben beladenen Zweig (115). Die Rose mit Staubgefäßen und die gefüllte Rose haben dasselbe Element als Staubfaden oder Blütenblatt entwickelt. Mais précédemment chaque élément est d'abord lui-même — ein Etwas, fähig in einem Medium sich zu verkleinern, zu vergrößern und die seltsamsten Umbildungen, metamorphoses, einzugehen (119). Aristotelische Gliederung in Bluttiere und Blutlose Tiere, durch Lamarck als Wirbellose und Wirbeltiere verewigt (120). Aristoteles sah aber hierin nicht zwei „Typen" von Tieren, sondern zwei Modifikationen eines Grundplanes, die Ähnlichkeiten besaßen. Diese Ähnlichkeiten sah er einzig in Formen und Funktionen. Das hat sich bis auf den heutigen Tag erhalten. So sagte Cuvier, daß zwischen den Organen der Fische und denen anderer Klassen nur insoweit „ressemblance" bestehe, als sie gleichen Funktionen dienten 122. Zweideutigkeit des Wortes Ressemblance. Dinge, die einer abweichenden Funktion dienen, werden dann mit neuen, ungewohnten Namen belegt (123, operculum, praeoperculum u. s. w. u. s. w.). Aber was sind diese Teile an sich?? Die Namen können also nur provisorisch sein. Schließlich bildet man sich ein, die als Operculum u. s. w. neubenannten Teile seien für sich geschaffen, außerhalb des Planes und die Namen hätten von daher ihre Berechtigung. „Une telle specialité, je la conteste formellement, je vais plus loin, je la tiens pour impossible" (124). Auch die Atemorgane der Fische müssen denen der höheren Tiere entsprechen. Gibt es in der Organisation der Wirbeltiere zwei völlig verschiedene Einrichtungen für die Atmungssysteme oder bot sie für beide Existenzbedingungen einen einzigen Typus dar, der dann für die Gesamtfunktion präexistiert haben müßte, so daß jede der beiden Bedingungen aus diesem als Anpassung an die spezifische Dichte des Mediums hervorgegangen sei? (d'accommoder au caractère de sa densité specifique) (125 26). Es gibt 2 Systeme von Atmungsorganen, deren Formen und Funktionen gemäß dem um-

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats

gebenden Medium verschieden sind. Aber der Apparat in seiner Essenz und in der Anordnung seiner Teile bleibt stets der gleiche (132).

Wollte man nun, indem die Zoologen die Fische unter die Wirbeltiere einreihten, sie dort nur unterbringen und im übrigen im System isolieren? (133); fast scheint es so, da die Ergebnisse der Einordnung stets Lügen gestraft würden, indem man Teile, die man nicht vergleichen konnte, mit besonderen Namen belegte und so als ein völlig neues Produkt der Schöpfung hinstellte. Dieser Gegenüberstellung ist man nicht froh geworden: sie entstand durch die Hast der Zoologie, die die tieferen Arbeiten der Zootomie nicht abwarten konnte (134). Es gibt keinen Teil der Organisation, in dem nicht Charaktere allgemeiner philosophischer Ähnlichkeiten enthalten wären. Diese Erörterung bezeichnet klar den Gegenstand unseres Streites. Entweder man vergleicht nur da, wo die 3 Elemente (Subjekt, Form, Funktion) übereinstimmen. Dann darf man nur innerhalb der Klassen vergleichen. Oder man vergleicht nur mit Rücksicht auf das „Elément anatomique". — Dann kann man überall vergleichen, selbst wenn das Element verschwindet, denn Spuren seiner Erscheinung bleiben immer bestehen (136).

Man darf die Grenzen der Diskussion nicht so eng halten, wie am 22. Februar, wenn man die philosophische Übereinstimmung (ressemblance) der Wesen behandelt. — Hinweis auf die Entdeckungen, die mit der neuen Theorie gemacht worden sind. — Zeit einer heilsamen Reform der Anatomie (137, 138).

---

29. März

p. 74. Geoffroy gab am 29. März zu, daß er und sein Gegner bei der Betrachtung der Natur eigentlich von dem gleichen Grundsatze ausgingen u. zwar diesem, daß man durch Vergleichung der Tatsachen Naturgesetze erschließen müsse. Cuvier aber bewege sich

Geoffroy beantwortet C.'s Einwände, die sich auf die Vergleichung der Zungenbeine stützen.

Einleitung (163—164): Wenn ich das Ziel meiner Untersuchungen so weit stecke, laufe ich natürlich Gefahr, zu irren. Ich bin meinerseits jedem wissenschaftlichen Irrtum, der in gutem Glauben begangen wird, gegenüber nachsichtig. Auch unfruchtbare Anstrengungen bleiben immer wertvoll als im Dienste der Wahrheit geschehen und als Zeugnis des Eifers und der Hingabe an die Wissenschaft. Aber eine Vereinigung von Schülern des Akademos soll nicht zu einem Parterre werden, das einer Komödie Beifall klatscht. Vor meiner ernsten Zuhörerschaft bin ich ernsthaft und nie leichtfertig. Mein Ziel ist höher als ein Tageserfolg: eine höhere Wahrheit grundlegender Art soll in den Gedankenkreis der Welt eintreten. Man hüte sich, diesen Erfolg zu beschleunigen. Er kann erst eintreten, wenn die Ansicht unwiderleglich bewiesen worden ist. — Vermittelnde Stimmen sind laut geworden. Cuvier und ich behandelten jeder eine verschiedene Seite des Problems der Vergleichung, er die Differenzen, ich die Übereinstimmungen. Aber das muß ich ablehnen. Das Problem hat nicht zwei verschiedene Seiten, die getrennt behandelt werden könnten, sondern nur wenn gleichzeitig Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten untersucht würden, gelingt es, zu einer geeigneten

dabei in engen Grenzen, während Geoffroy das Ganze auf einmal zu umfassen suche

Nachdem Geoffroy (vgl. oben S. 408) erneut das Wort ergriffen hatte, machte Cuvier die wichtige Bemerkung, daß es in einer Debatte nicht üblich sei, daß eine der Parteien zweimal nacheinander vortrage, aber doch wolle er dagegen nicht protestieren; in einer nächsten Sitzung werde er dann beide Vorträge Geoffroy's beantworten.

Methode zu gelangen (une méthode . . . tout aussi bien pour un point de vue que pour l'autre).

Streitfrage des Zungenbeins. Die Menge der von Cuvier mitgeteilten Tatsachen könnten als Widerlegung meines Standpunktes aufgefaßt werden (165). In der Beurteilung der Tatsachen stimme ich Cuvier auch vollständig bei (165). Trotzdem bleibt hinsichtlich unserer Stellung zu den Zungenbeinen zwischen uns ein Gegensatz. Er besteht in der „appréciation scientifique" (wissenschaftlichen Einschätzung). Uns trennt eine Frage der „Philosophie" (= Methode). Aber doch nicht so sehr, wie es scheinen möchte, sondern nur soweit, wie der Abstand zwischen der Theorie des Aristoteles und der „Theorie der Analogien" ist. Jenes Kompromiß mußte abgelehnt werden. Denn der eine schließt nicht etwa jeden Vergleich aus, um sich nur an Verschiedenheiten zu halten, der andere will nicht etwa die Würdigung der Verschiedenheiten ausschließen, um sich an die Übereinstimmungen zu halten. Es gibt zwar Naturforscher, die nur rechnen, messen und wägen: aber zu ihnen gehöre Cuvier nicht (166). Dem Auge des Menschen und dem Auge eines Säugetieres sieht man ohne weiteres den gemeinsamen Grundplan an, trotz mannigfacher Verschiedenheiten der einzelnen Teile. Beim Zungenbein überwiegen die Verschiedenheiten und daß es bei den einzelnen Ordnungen u. s. w. verschieden aussieht, weiß jeder Student der Zoologie (168). Erst wenn man den Zungenbeinapparat in seinen Beziehungen studiert, kann man seine Verschiedenheiten beurteilen (171). Hierbei wäre, vor allem beim Fehlen von Teilen, dem Gesetz des Balancement Rechnung zu tragen. All diese Punkte sind in der Cuvier'schen Beweisführung nicht berücksichtigt. Sie erscheint daher konfus und was die geforderte Übereinstimmung zwischen Giraffe und Meduse, Seestern und Elefant anbelangt, als ein Zeichen, daß Cuvier tiefere Gründe mangeln (172). Erwiderungen auf die Haupteinwände Cuvier's (s. o. S. 409). Die Regeln der Analogie u. s. w. kommen nicht dem „Zungenbein", sondern dem „Zungenbeinapparat" zu (177). Gegenüber den Cuvier'schen Thesen (S. 409) 4 Antithesen: 1. Innerhalb einer Klasse ist das Hyoid aus einer wechselnden Zahl von Stücken zusammengesetzt und zeigt in der Beziehung zu Nachbarteilen stets die gleiche Anordnung. — 2. In verschiedenen Klassen wechselt Zahl der Stücke und Anordnung. — 3. Hieraus ergibt sich der Wechsel der Funktion. — 4. Außerhalb der Wirbeltiere verschwindet es (178). [„Ein Organ verschwindet eher völlig und wird eher vernichtet als verlagert".]

Verschiedenes und Abschließendes. Als ich anfing, mich mit den Untersuchungen zu beschäftigen, war noch alles zu untersuchen, zu schaffen, Methoden und Wege der Untersuchung (182). Meine Ergebnisse können falsch sein. Wie können, trotz falscher Einzelheiten, die Grundideen richtig sein? (184). Beispiele: Buffon, Lamarck. Es gibt außer den beobachteten Tatsachen für das Genie noch einen anderen Weg der Erkenntnis (185). Wendet sich gegen die Theorie Cuvier's, daß die Tiere Einrichtungen hätten, die sie haben „müßten", um leben zu können. Die Naturwissenschaft hat es nicht lediglich mit sogen. „positiven Tatsachen" zu tun (188), auch nicht mit poetischen Phantasien, sondern „in medio stat virtus" (189).

Datum	Kohlbrugge	Geoffroy's Philosophie zoologique	Journal des Débats
5. April	p. 75. „Das geschah am 5. April. Geoffroy machte nun dem Wortstreit in der Akademie ein Ende, indem er erklärte, es vorzuziehen, seine Ideen in Buchform herauszugeben. Dabei scheint ihm der Gedanke vorgeschwebt zu haben, daß er seinen Gegner durch Massenproduktion erdrücken könne, denn es brachten die Zeitungen die Nachricht, daß Geoffroy ein Werk über die „Théorie des analogues" herausgeben werde in nicht weniger als 12 Lieferungen; dabei wurde zur Subskription eingeladen. Daß wirklich eine Massenproduktion geplant war, zeigt die einzige erschienene Lieferung, die Philosophie zoologique, welche 226 Druck-		Journal des Débats vom 6. April 1830. Cuvier setzt seine Widerlegung fort und zieht das Sternum in den Kreis der Betrachtung, da Geoffroy in seiner Abhandlung (1818 IIe. mémoire p. 67 ff.) das Sternum in Verbindung mit dem Hyoidapparat gebracht hatte. Hier gebe es weder Einheit in der Zahl der Elemente — noch Einheit der Verbindungen (Rippen und Sternum, Rippen ohne Sternum, Sternum ohne Rippen, Beziehungen bald zum Coracoid, bald zum Schlüsselbein u. s. w.). — Hier beruht die Einheit einzig in der Funktion. Bei den Säugetieren und ihrer Art der Lokomotion braucht das Sternum nur biegsam und schlank zu sein; es ist aus fadenförmig aneinandergereihten Stücken zusammengesetzt. — Vögel mit Crista und fünf Stücken — Schildkröten mit 9 Stücken im Panzer. — Bei den Schlangen bedurfte es keines Brustbeins. Hinweis auf die Theorie der deutschen Naturphilosophie „celle de production de toutes les espèces par le développement successif de germes primitivement identiques entre eux". Grade diese Theorie würde nicht stimmen, denn die Amphibien, die unter den Schlangen stehen (oder gemäß jener Theorie vor ihnen gelebt haben), haben das Sternum, die Schlangen nicht! Ebensowenig sind die Vögel, die das höchst entwickelte Sternum haben, die höchst entwickelten Tiere. Den Existenzbedingungen entsprechen, den Körperbau nach den Anforderungen variieren und Wesen verschiedenen Ähnlichkeitsgrades hervorbringen, die man dann klassifizieren kann. — Dies das einzige Gesetz der Natur! C. geht dann zu einer Kritik des Geoffroy'schen Memoires über das Zungenbein über und schließt: Selbst wenn man alle Umschreibungen und Einschaltungen zugäbe, alle Krücken und Stützen, die sie tragen müssen, in Kauf nähme, selbst wenn alle Muskeln, die notwendig wären, existierten — würde es nichts helfen. Weder die Elemente der Organe noch ihre Verbindungen sind konstant. Immer wieder hätte man nur auf die Funktionen, als richtunggebendes Prinzip zurückzugreifen . . . Sprechen wir es hier, wie für andere Organe aus: Weder die Einheit der Komposition, noch die Einheit des Planes, noch irgend ein anderes Prinzip der Theorie

seiten umfaßt. In dieser Schrift sind alle von Geoffroy bei dieser Angelegenheit gehaltenen Vorträge abgedruckt, ansehnlich vermehrt durch lange Fußnoten. Weiter brachte er die Zeitungsartikel, die zu seinen Gunsten lauteten und Cuvier's Antworten, soweit sie im Auszuge in der Tagespresse erschienen waren, also ganz unvollständig (vgl. meine Bemerkung am Schluß von II a 2 vor Beginn der Wiedergabe der Reden. L.). Darauf näher einzugehen hat heute keinen Zweck, da ja Geoffroy's Standpunkt von niemandem mehr geteilt wird."

der Analogien ist anwendbar. Die Fische haben ein großes Hyoid, weil sie wegen ihrer Respiration ein solches brauchen. Die Natur hatte, wenn sie solch einen Apparat entwickeln wollte, nicht nötig, Fragmente des Sternums von den Rippen zu entleihen. Selbst wenn sie es gewollt hätte, hätte sie es nicht in der Weise, wie angegeben, tun können. Aber sie hatte kein Bedürfnis es zu wollen. Ihre schöpferische Kraft reichte hin, den Fischen, wie ihren anderen Geschöpfen zu geben, was jedem not tat. Das sind die alten Grundlagen der Zoologie, die, wie man meint, nicht mehr dazu taugen. Ob sie so gering einzuschätzen sind, weiß ich nicht. Jedenfalls sind sie für das gegenwärtige Problem nicht erschüttert.

Nach der Vorlesung dieser Abhandlung erklärt sich Geoffroy St.-Hilaire bereit, auf alles zu antworten; um aber die Akademie nicht ihren herkömmlichen Aufgaben zu entziehen, beabsichtigt er eine Darstellung und vollständige Verteidigung seiner Theorie zu veröffentlichen.

---

31. Mai

p. 77. . . . Latreille verurteilte die Naturphilosophie, nannte aber dabei Geoffroy nicht. Er stellte sich ganz auf den Boden der Typenlehre Cuvier's, wollte also keine Übergänge zwischen den von Cuvier aufgestellten Hauptgruppen der Tiere anerkennen. Daß Geoffroy darauf nicht reagierte, war wohl dem Umstande zuzuschreiben, daß Cuvier nicht selbst das Wort geführt hatte.

Bericht der Revue encyclopédie Bd. XLVI p. 504ff.

Latreille und Cuvier berichten über eine Abhandlung von Milne-Edwards über das Saugmaul bei Insekten.

Latreille ist der Vortragende. Verf. (Milne-Edwards) hat die „uniformité de composition" nicht soweit gefaßt, wie einige Zoologen. Denn er läßt Neubildungen gelten. Niemals hat ein Naturforscher Umbildungen an Organen, den Bedürfnissen gemäß, geleugnet. Aber nur in gewissen Fällen könne man diese Umbildungen verfolgen (Unterkiefer bei Säugetieren, Schnabel der Vögel, Flügel, Flossen). In anderen Fällen kann man die Umbildungen nicht beweisen. Wie sollte man Umbildungen des Kieferapparates der Insekten in ein Saugmaul annehmen, wenn man nicht Schritt für Schritt die unmerkliche Umwandlung einer Form in die andere aufzeigen könne! Zwischen den einzelnen Ordnungen der Insekten sind Klüfte, die man nicht ausfüllen kann." „Wir nehmen nicht an, daß der Verf. das Wort Transformation im strengsten Sinne gebraucht."

Datum	Kohlbrugge	Gazette médicale de Paris vom 17. Juli 1830. Journal des Débats vom 14. Juli 1830.
12. Juli	p. 77. Cuvier schwieg [— worauf? L. —] auch auf den nächsten Sitzungen und brachte erst am 12. Juli einen kleinen Beitrag über den Dodo, einen längst ausgestorbenen Vogel. Es war eine kurze Mitteilung von geringer Bedeutung, die nicht die geringste Beziehung auf den geführten Streit nahm. Weiter bedenke man, daß es früher nie Sitte gewesen war, daß die Mitglieder der Akademie einander auf diesen öffentlichen Sitzungen kritisierten. Dann kann man die ganze Gereiztheit Geoffroy's ermessen, da er nun mit Blainville Cuvier angriff, weil er über diesen Vogel anderer Meinung war". (Die Diskussionsbemerkung ging von Blainville aus, der über dasselbe Thema lange gearbeitet hatte. Geoffroy griff nicht an, sondern suchte zu vermitteln. L.)	Cuvier trägt eine Abhandlung vor „Über einige Knochen, die zu einem Vogel zu gehören scheinen, dessen Art seit erst 200 Jahren untergegangen ist. Es gab von dem ausgestorbenen Vogel Didus ineptus nur wenige Skelettreste in Europa. Cuvier hat ihm gesendete Knochenreste untersucht und war dazu gelangt, anzunehmen, daß sie zu einer Art großer Vögel gehören, die Dronte, Doda, Didus ineptus Linné genannt werden, oder um eine der benachbarten Arten, „si toutefois l'existence de ces espèces repose sur autre chose que l'erreur de ceux qui en ont parlé." — Der ausgestorbene Vogel war schwanähnlich und gehörte zur Ordnung der Gallinacei. Blainville bemerkt, daß er seit vielen Jahren über das gleiche Tier gearbeitet habe und legt 3 Tafeln als Beweis dafür vor. Er bezweifelt, daß der Vogel zu den Gallinacei gehört habe. Die Anordnung der Muskeln und mehrere andere Umstände sprächen dagegen. Er glaubt vielmehr, daß das Fossil den Geiern nahegestanden habe (Gazette méd.). Geoffroy St.-Hilaire meint, daß die große Ähnlichkeit, die beide Arten miteinander hätten, den Widerspruch zwischen Cuvier und Blainville erklären könne (Gaz. méd.). Vielleicht wäre die Dronte eine intermediäre Spezies zwischen Hühnervögeln und Geiern (Journ. des Déb.).
19. Juli	p. 78. . . . „Wieder erfaßten Geoffroy und Blainville die Gelegenheit, um anderer Meinung zu sein, als Cuvier und verlangten für die Zukunft ausführliche Auszüge der gemachten Mitteilungen" . . . „Schließlich ist aus diesen Monaten noch zu erwähnen, daß Geoffroy, dessen oben genanntes Buch doch längst erschienen war, im Juni noch einmal seinen Ideen	Journal des Débats vom 20. Juli 1830. „Die Vorlesung des Sitzungsberichtes der letzten Sitzung gibt Gelegenheit zu einem wichtigen Einspruch von Seiten M. Cuvier's. — Dieser bemerkt, daß M. Arago die von den ständigen Sekretären bisher stets beobachteten Grenzen überschritten habe, indem er eine detaillierte Analyse der Abhandlungen gegeben habe, die in der letzten Sitzung vorgetragen worden seien. Seit langer Zeit sei es üblich gewesen, nur die Titel vorzulesen. Dadurch würden Benachteiligungen der Verfasser vermieden. Denn man könne nicht stets in dem kurzen Zwischenraum zwischen 2 Sitzungen die Gedanken eines Forschers in

in der Revue encyclopédique auseinandersetzte. Der Redakteur dieser Zeitschrift stand auf seiner Seite und hatte schon im Juni für ihn Partei ergriffen.

(Vgl. dazu Revue encycl. XLVI p. 709.

„NB. Les développements qui suivent, et que nous avions demandés à l'auteur . . ." L.)

kurzer Fassung wiedergeben. Auch ein zweiter Mißstand ergäbe sich, da die Verlesung des Sitzungsberichtes dann einen großen Teil der Sitzung ausfülle.

Dieser Einwand, unterstützt von Duméril und bekämpft von Blainville und Geoffroy St.-Hilaire soll den Gegenstand einer gründlichen Besprechung in einer besonderen Kommission bilden.

4. Oktober

p. 78. Der Monat Oktober brachte am 4. und 11. Oktober Mitteilungen Geoffroy's über den Schädel der Krokodile.

Gazette méd. de Paris vom 9. Oktober 1830.
Revue encyclopédique Bd. XLVIII. p. 259.

M. Geoffroy St.-Hilaire verliest eine Abhandlung über große fossile Saurier, die in der Normandie, nahe dem Meere gefunden worden sind. Sie wurden zuerst zu den Krokodilen gestellt, dann aber als „Teleosaurus" und „Stenosaurus" bestimmt.

[NB. Die heutige Paläontologie (Zittel) stellt das Tier als „Stenosaurus (Geoffr.)" zu den Krokodilen als deren 1. Familie. L.]

Die Krokodile zeigen 2 Besonderheiten, die sie von ihren „Congénères" (Klassen-Genossen) trennen. 1. Die Größe des Gaumendaches und die Enge des Nasenkanals. — 2. Die Enge der Schädelkapsel. Der Teleosaurus besitzt die gleichen Merkmale, unterscheidet sich aber von den Krokodilen durch die Lage der Choanen und den Processus pterygoides. Das sind Merkmale, die kein Reptil besitzt. Man habe also den Teleosaurus in die Richtung der Säugetiere zu stellen (die Merkmale „les ramenaient vers les mammifères"). [Zit. nach Gaz. med. vom 16. Oktober.]

11. Okt.

p. 78. Cuvier war anwesend und Geoffroy konnte es nun nicht unterlassen, Cuvier etwas Unangenehmes zu sagen. Er behauptete, daß Cuvier unrichtige Beobachtungen über die Schädelknochen genannter Tiere veröffentlicht habe. Nun mögen zwei Naturforscher verschiedener Meinung

Gaz. méd. de Paris vom 16. Oktober.
Rev. encycl. l. c. p. 260.

Geoffroy setzt seinen Bericht fort: Auch die beiden Merkmale: enge Schädelkapsel und sich in der Mittellinie berührenden Felsenbeine finden sich beim Teleosaurus. Es finden sich also bei ihm zwar die Krokodilsmerkmale, die den Schädel dieser Tiere so auffällig machen; aber nicht in notwendiger

Gazette medic. vom 16. Oktober.

M. le Baron Cuvier nahm das Wort. Er hielt sich und erklärte sich angegriffen durch die Bemerkung Geoffroy's, er (Cuvier) habe sehr genau das Innere des Ohres der Krokodile untersucht, sei aber nicht dazu gelangt (sans l'avoir connu et désigné)

Datum	Kohlbrugge	Gaz. méd. de Paris vom 16. Oktober Rev. encycl. l. c. p. 260.	Journal des Débats
11. Okt.	sein, ohne daß sie einander dadurch beleidigen (vgl. Cuvier's Antwort! L.). Der Vorwurf falscher Beobachtung ist aber stets eine Beleidigung, wenn man diese Behauptung nicht so klar beweisen kann, daß jeder davon zu überzeugen ist. So war denn auch Cuvier entrüstet, wies seinerseits Geoffroy auf einige Fehler hin (nein, sagte ihm, er wisse nichts vom Schädel der Krokodile! L.) und erklärte, daß er auf der nächsten Sitzung beweisen werde u. s. w. Ganz wunderlich war nun das Betragen Geoffroy's . . . Als Cuvier ihn nun auf einige Fehler . . . hingewiesen (nein, sondern ihm Unkenntnis elementarer Dinge vorgeworfen hatte. L.) . . . da spielte Geoffroy den Beleidigten und erklärte u. s. w	Abhängigkeit von einander. Nur die sich auf den hinteren Teil des Schädels beziehenden sind beim Teleosaurus reproduziert („reproduites“). Geoffroy sollte noch eine dritte Abhandlung über den Stenosaurus vortragen. Hierin hatte er beabsichtigt, die Frage gründlich zu erörtern, ob die lebenden Tiere ohne Unterbrechung von untergegangenen Arten abstammen und endlich einmal festzustellen, ob die tierischen Formen sukzessive in ähnlicher Weise und in demselben Umfang wie die äußeren Bedingungen selbst, variiert haben. Da er sich aber in allen Punkten durch eine derartig anmaßende Empfindlichkeit (par d'aussi exigeantes susceptibilités) zurückgestoßen sehe, so werde er der Akademie überhaupt nichts mehr vorlegen und angezeigte Abhandlungen nicht vortragen.	es als einheitlichen Knochen aufzufassen, sei vor allem nicht zu der Einsicht (considération) gelangt, daß in dem Zusammenschluß der Felsenbeine oberhalb des Gehirns ein Merkmal bestehe, das die Krokodile ganz besonders auszeichne. Cuvier hat für die folgende Sitzung eine Abhandlung in Aussicht gestellt, in dem er zeigen zu können hofft, daß sein Kollege in all diesen Punkten unberechtigte Anspielungen gemacht habe (fausses allégations). Dazu aus Geoffroy's Bericht vom 23. Oktober (Gaz. méd.): „Geoffroy hat keine Ahnung von der Existenz eines Os prérupéal (Prooticum). Er hätte die Stücke des Felsenbeines aus den Sammlungen des Anatomischen Kabinets kennen müssen.“
18. Okt.	p. 79. Der Zuschauerraum war bis auf den letzten Platz gefüllt. Jeder (auch die „Manifestants“? L.) wollte die Verteidigung des berühmten Cuvier hören . . . Es ist gewiß äußerst charakteristisch für diesen besonnenen Mann, daß er nun während der ganzen Sitzung schwieg, weil eine Diskussion über ein wissenschaftliches Thema keine öffentliche Belustigung sei.“ Grade unter diesen Umständen hätte es Geoffroy geziemt zu schweigen, nicht nur in der Akademie, son-	Aus Geoffroy's Bericht in der Gaz. méd. vom 23. Oktober. Die Zeitungsberichte hatten über das Wiederaufflammen des alten Streites zwischen Cuvier und mir berichtet. So war zur letzten Sitzung der Akademie ein großer Zudrang von Neugierigen entstanden, die Cuvier's Darlegungen über die Ohrkapsel der Krokodile hören wollten. Es waren nicht nur Wissensdurstige, die zum Hain des Akademos gekommen waren, sondern Manifestanten eines athenischen Versammlungslokals mit recht abweichenden Motiven. Ich war, mit Präparaten versehen, bereit, zu ant-	Geoffroy's Bericht (Gaz. méd. vom 23. Oktober). Cuvier, dem diese Beobachtung mitgeteilt worden war, fühlte sich dadurch bewogen, die Vorlesung seiner Abhandlung auf eine andere Sitzung zu verschieben.

Datum	Kohlbrugge	Aus Geoffroy's Bericht (Gaz. méd. vom 23. Oktober.	Journal des Débats
	dern auch außerhalb derselben. Aber das konnte der nervöse Mann nicht. Er hatte für die Sitzung vom 18. Okt. eine Replik im voraus ausgearbeitet, welche er, je nach den Argumenten Cuvier's in der Improvisation abändern wollte (après l'improvisation devenue nécessaire übersetzt Kohlbrügge anders als ich. L.). Da Cuvier schwieg, mußte auch er seine Replik in der Tasche behalten. Diese veröffentlichte er nun aber, es klingt beinahe unglaublich, in der Gazette médicale. Dabei korrigierte er seine am 11. Oktober vorgetragene Auffassung, indem er die damals von Cuvier gemachten Bemerkungen zur Richtigstellung benutzte.	worten; ich freute mich indes über diesen Entschluß (Cuvier's). Ich zog einem Sturm in der Akademie die Niederlegung des Resumés vor, das ich hiermit veröffentliche. Ich habe dies Resumé im voraus niedergeschrieben (rédigé); und ich hätte es, wenn eine Erwiderung nötig geworden wäre, dem Vorsitzenden mit dem Vermerk „Ne varietur" eingereicht [„résumé, que j'avais rédigé à l'avance, et que j'eusse, après improvisation devenue nécessaire, remis sur le bureau à titre de ne varietur"] (d. h. meines Erachtens: Geoffray hatte im voraus die Absicht, nach seiner etwa nötigen Antwort sein vorher niedergeschriebenes Referat über die ganze Frage dem Bureau einzureichen und durch das „ne varietur" zum Ausdruck zu bringen, daß er seine Ansichten schon vor der erwarteten Replik Cuvier's abgeschlossen und endgültig dargelegt habe. Dies ist auch die Ansicht der Gaz. médic. vom 30. Okt. p. 399 Anm. 1, das Referat wäre die Antwort G.'s gewesen, falls Cuvier gesprochen haben würde. Inhalt dieses, also nach der Sitzung vom 11. Oktober abgefaßten Referates: Sur quelques conditions générales des rochers et la specialité de cet organe chez le crocodile. Anstatt der einheitlichen Ohrkapsel der Säugetiere und des Menschen haben die Fische, Reptilien und Vögel mehrere Knochen, deren zwei ich Prérupéal und Postrupéal (Pro- und Postoticum. L.) genannt habe. Diese behalten nach dem Gesetz der Konnexionen ihre konstante Verbindung mit Nachbarknochen, und zwar das „Postrupéal" stets mit dem Occipitale. Beim Krokodil zeigt sich die Merkwürdigkeit, daß diese Postrupéals, zwar eng mit dem Prérupéal verbunden, doch oberhalb der eigentlichen Ohrkapsel liegen und sich oberhalb des Gehirns in der Mittellinie vereinigen. Nicht auf die von Cuvier erwähnten „Prérupéals" kam es mir bei meiner Darstellung an, sondern lediglich auf die Postrupéals. Denn jene verhalten sich beim Teleosaurus und den Krokodilen genau wie bei allen Reptilien; nur die anderen liefern Sondermerkmale für die Krokodile und den Teleosaurus. Es ist das eine so einzige organische Beziehung (singulière condition organique), daß ich davon als von einem ganz überraschenden Fall sprechen zu müssen glaubte. [Das wesentliche besteht also darin, daß nicht „die Ohrkapsel" den Abschluß der Schädelhöhle bildet, sondern ein sonst in anderer Lage befindlicher, hier dorsalwärts verschobener Knochen. Geoffroy nennt es eine Tatsache „a priori", daß er die Existenz dieses Knochens trotz der abweichenden Lage postulieren konnte. L.]	

Datum	Kohlbrugge	Aus Geoffroy's Bericht in der Gaz. méd. vom 23. Oktober.	Journal des Débats
	p. 80. Cuvier wurde in diesem Artikel als trokkener Tatsachensammler hingestellt, der nicht fähig sei, diese zu allgemeinen Gesichtspunkten zuordnen (nein; die Anwesenheit des Postrupéal zu erkennen. L.). Seine Naturphilosophie war der Gipfel des damals Erreichten und in dieser Überzeugung bestärkte ihn das eben erschienene erste Referat Goethes. Hatte Goethe gejauchzt über den Alliierten, so schwelgte Geoffroy in Glückseligkeit über den erworbenen Bundesgenossen. Goethe, den er früher niemals zitiert hatte, dessen Arbeiten er vielleicht früher nicht einmal kannte, wurde nun . . . erhoben u. s. w.	Das ist allerdings nur zutreffend für den, der die Organisation nach meiner Art die Dinge zu sehen, betrachtet, d h. den, der die Organisation einem allgemeinen Plan unterworfen sieht, der hier und da modifiziert zu den Verschiedenheiten hinführt, die die Tiere charakterisieren. Wenn man aber im Gegenteil nur eine Wissenschaft von Tatsachen gelten läßt, sich also hartnäckig nur auf die Methode a posteriori beschränkt, dann gelangt man zu dem Schlusse, daß nur das Gesehene und mit Händen Gegriffene wahre Existenz habe. Das aber heißt den Konflikt zwischen den zwei großen Lehrmeinungen verewigen, in die die Wissenschaft seit so langer Zeit gespalten ist. Diese Einsicht verdanke ich Goethe. In der tiefen Erforschung der Ansichten, Umstände und Ereignisse des jüngst vergangenen Streites, aus denen der große Verfasser seine Berechtigung herleitet, an neue Verwicklungen in der Zukunft zu glauben, hat er gleichsam unseren gegenwärtigen Streit über den oberen Teil des Felsenbeins bei oviparen Tieren schon vorausgesehen und verwertet.	
25. Okt.	p. 80. Bei alledem hatte Cuvier immer noch nicht auf Geoffroy's Angriff geantwortet. . . . wieder war der Zuschauerraum überfüllt, in der Hoffnung, daß Cuvier sich nun hören lassen werde. Wieder wurde die Menge in ihrer Erwartung getäuscht, denn der Präsident erklärte, daß, wenn Cuvier darauf bestände, er direkt den Saal räumen lassen würde. Die offene Sitzung würde dann in eine geschlossene oder geheime abgeändert werden. Cuvier war gleich bereit, dem Wunsche des Präsidenten zu genügen, also zu schweigen, obgleich er doch der Angegriffene war. Grade darum scheint uns der Entschluß des Präsidenten nicht gerechtfertigt. Aber wir wissen ja durch Cuvier's Zurückhaltung während der vorhergehenden Sitzung, daß dieser durchaus die Auffassung des Präsidenten teilte, daß wissenschaftliche Diskussionen . . . nicht zur Belustigung des Publikums dienen sollten. [Warum ließ es Cuvier aber erst zu der Drohung des Präsidenten kommen? L.]	Gazette médicale de Paris vom 30. Oktober. (Die Berichte der Revue encycl. enthalten nichts über den Vorgang.) „Das Publikum hatte sich zu dieser, wie auch der vorigen Sitzung, zahlreicher als gewöhnlich eingefunden. Man sah der Antwort Cuvier's auf Geoffroy's Abhandlung entgegen. Der Sekretär (Cuvier) hatte tatsächlich seine Präparate bei sich. Jedoch kam ihm der Präsident der Akademie mit der Erklärung zuvor. die Akademie würde sich zu einer Geheimsitzung konstituieren, falls er seine Diskussion mit Geoffroy wieder aufnehmen sollte. Cuvier ließ sich hierdurch bestimmen, die Vorlesung seiner Abhandlung auf unbestimmte Zeit zurückzustellen. Wir geben uns trotzdem der Hoffnung hin, daß die Wissenschaft Cuvier's Antwort nicht verlieren wird und daß der schneidige Recke (célèbre champion) wie sein loyaler Gegner in einem wissenschaftlichen Abriß die Beobachtungen mitteilen wird, die er der Akademie vortragen wollte.“	

Bis hierher sei die Berichterstattung über den Gang der Verhandlungen geführt. Die späteren bei Kohlbrugge wiedergegebenen Verhandlungen, die sich im Jahre 1831 und 1832 bis kurz vor Cuvier's Tode anschlossen, haben mit dem Thema jenes Streites nur teilweis zu tun, weshalb ich auf eine ähnlich genaue Wiedergabe verzichte. Immerhin erscheint mir aber auch diese Fortsetzung erwähnenswert, weil sie eine außerordentlich bedeutsame Umbildung der Geoffroy'schen Theorie zeigt. In der Polemik gegen eine recht unklare und verwirrte Schrift von Dugès (Gaz. medic. vom 29. Okt. 1831) bekämpft Geoffroy den Versuch, seine „unité de composition organique" in eine „Conformité organique dans l'échelle animale" umzudeuten zu lassen mit der Begründung, daß die „Formen" (Einzelerscheinungen) weniger der Gegenstand seiner Theorie seien, als die „Gestalten" (Formen im transzendentalen Sinne, Ideen) und versucht dann, die „Einheit" als dynamisch-atomistisches Prinzip, als eine die Materie beherrschende, ihre Gestaltungen regelnde, ihr innewohnende Kraft zu bestimmen. Das ist eine eingreifende Änderung des vorher mehr morphologisch-methodologischen Prinzips, womit er Wege beschreitet, die auch vor und nach ihm die Naturphilosophie gegangen ist. So steht er mit seiner Annahme von der Beseelung der Kristalle und chemischen Lösungen dem ganz nahe, was in allerjüngster Zeit E. Haeckel (1917) gelehrt hat und in der Deutung gewisser gesetzmäßig zu erzeugender Bewegungen in Flüssigkeiten steht er den entwicklungsmechanischen Gedanken Roux's nicht fern. So zeigt sich schon in diesem merkwürdigen Aufsatze Geoffroy's seine wenige Jahre später veröffentlichte Lehre vom „Loi de soi pour soi" (Lehre von den gesetzmäßigen Affinitäten zwischen den Elementen des Organismus und denen der Umwelt, und von dem bestimmenden Einfluß der Umwelt auf die Organismen vermittels Nutrition und Respiration), es zeigt sich diese Lehre hier in statu nascendi. Ganz konsequent hatte er daher auch zu Beginn des Jahres 1831 eine Gelegenheit benutzt, sich öffentlich für die Einheit der Natur auszusprechen (Gaz. med. vom 8. Jan. 1831), nicht im streng materialistischen Sinne, insofern er die Materie als beseelt ansieht — aber im antivitalistischen Sinne, da er nur eine einzige Gesetzmäßigkeit anerkennen, dabei lediglich die Bewegung und ihren Ursprung als „ignotum" ansehen möchte. Auch hier spielt schon die Beziehung zwischen den Organismen und den Elementen ihrer Nährstoffe eine Rolle.

Ich kann also diesen Aufsatz Geoffroy's keineswegs mit Kohlbrugge (p. 83ff.) als einen unmotivierten Seitensprung aufs antivitalistische Gebiet betrachten, den er alsbald, möglicherweise beeinflußt durch den Klerus (p. 83), wieder zurück tat, sondern als ersten Schritt auf einem fürderhin konsequent weiter beschrittenen Wege, der ihn von der Unité de plan" zum „Loi de soi pour soi" führte. Ich kann auch im Gegensatz zu Kohlbrugge weder finden, daß die

vitalistischen Argumente eines Gegners (Virey, Gaz. med. vom 22. Jan.) sehr zwingend, noch Geoffroy's Antwort (Gaz. med. vom 12. Febr.) „nichtssagend" gewesen sei. Diese Antwort zieht vielmehr äußerst geschickt und fein die Grenze zwischen der allein der Forschung zugänglichen Physik der Natur und ihrer der Philosophie zugewiesenen Metaphysik, die Vereinbarkeit beider Betrachtungsweisen nicht für immer, wohl aber zur Zeit ausschließend. Was die spätere Schrift Dugès betrifft, so hat Geoffroy, wie sich aus den Berichten klar ergibt, das Referat darüber in der Akademie nicht etwa deshalb abgelehnt, weil er Partei war (Kohlbrugge), sondern weil er ja dadurch die „Verbesserung" seiner Theorie durch Dugès hätte gutheißen müssen; er hat auch nicht, nach seiner Ablehnung des mündlichen Referates illoyal ein öffentliches Referat gegeben (Kohlbrugge), sondern hat, da die Öffentlichkeit von seiner Weigerung, das Referat zu übernehmen Kenntnis bekommen hatte, den Grund dieser Weigerung aufgedeckt, indem er seine eigenen Ansichten gegen die Verschlimmbesserungen Dugès verteidigte und gleichzeitig seine eigene Theorie, wie oben gezeigt, umbildete. Dieser Sachverhalt kommt bei Kohlbrugge (p. 86) nicht deutlich zum Ausdruck; insbesondere lehrt erst der Einblick in die Schrift Dugès (Gaz. med. 29. Okt.), daß es in der Tat darauf abgesehen war, Geoffroy's System zu „verbessern".

II.

b.

Wenden wir uns nun zu einer Beurteilung des Streitfalles, so seien einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt. Wie die Lektüre der obigen Auszüge lehrt, ist Geoffroy in der engeren Frage, die am 15. Februar den Anstoß zu der Debatte gegeben hatte, zweifellos unterlegen; ebenso zweifellos aber hat er am 5. April die Debatte nicht abgebrochen, weil er sich außerstande fühlte, sich weiter zu verteidigen, sondern weil ihm eine weitere Diskussion mit seinem Gegner nunmehr aussichtslos erschien. Derjenige, der von der speziellen Frage der Salpen aus zuerst auf das gefährliche Gebiet der Unité-Frage im allgemeinen hinüberging, war zweifellos Cuvier (am 22. Februar), wenngleich Geoffroy in seiner Besprechung von Meyranx und Laurencet natürlich diese Frage, soweit sie für die Vergleichung der Salpen in Betracht kam, gestreift hatte (15. Febr.). Im weiteren Verlauf der Debatte werden wir dann Hörer von sechs großen Reden (Cuvier vom 22. Febr., 22. März, 5. April — Geoffroy vom 1. März, 22. März, 29. März). In diesen Reden drückt sich eine Steigerung nur aus, insoweit Geoffroy in Frage kommt. Denn während Cuvier eigentlich nur dreimal dasselbe bespricht, nämlich die Zweckmäßigkeit als wahres Prinzip der Vergleichung, den Wert und die Bedeutung der Systematik und die Unklarheit der Geoffroy'schen Terminologie, findet sich bei Geoffroy in der ersten Rede die Abgrenzung seiner Lehre gegen die Aristotelisch-Cuvier'sche, in der zweiten die Verurteilung des systematischen Prinzipes als eines für die Vergleichung wesentlichen, in der dritten Rede endlich die Abgrenzung und Erläuterung seiner Methode. Der Höhepunkt des ganzen Streites liegt in der Mitte der zweiten Rede Geoffroy's,

wo er sich gegen die Ansicht wendet, daß die Klassenverschiedenheiten auch Verschiedenheiten im komparativen und genetischen Sinne seien und dies mit den Worten vor seinem Hörerkreise vertritt: „Or une telle spécialité, je la conteste formellement. Je vais plus loin, je la tiens pour impossible" (p. 124). Damit ist er der Verkünder einer Gesetzmäßigkeit geworden, die später und heute mehr denn je anerkannt wird; um so merkwürdiger ist es, daß Kohlbrugge es für zwecklos hält, auf die „Philosophie Zoologique" heute noch näher einzugehen, da Geoffroy's Standpunkt ja von niemand mehr geteilt werde.

1.

Was nun die Charaktere der beiden Männer anlangt, so gewinnen wir keinesfalls mit Kohlbrugge die Ansicht, daß Cuvier die Debatte in olympischer Gelassenheit und verbindlichem Gleichmut geführt habe. Geoffroy dagegen aufbrausend, jähzornig, eitel und schlau. Vortrefflich ist im Gegenteil die Folgerichtigkeit, mit der Geoffroy, durch Cuvier's Angriffe bewogen, in der Entwicklung seiner Theorie allmählich zu weiten Ausblicken gelangt und befremdend bei einem Geist wie Cuvier, daß er sich stets (wie auch Kohlbrugge S. 81, allerdings lobend, erwähnt) bei demselben Einwande hielt, stets an dem einen Punkte bohrte, Geoffroy solle erklären, was nicht exakt erklärt werden, solle demonstrieren, was nicht demonstriert werden konnte und daß er die heuristische, methodologische Bedeutsamkeit der Ansichten seines Gegners nicht erkennen wollte, die er in früheren Jahren doch immerhin anerkannt hatte. Er behandelte die Frage vielfach ironisch (ich habe höflich, wie es einem wohlerzogenem Menschen geziemt, gesprochen — will meine Ansichten mit der gleichen Höflichkeit wie Geoffroy verteidigen — Geoffroy hätte den Krokodilschädel aus der anatomischen Sammlung kennen müssen u. s. w.). Demgegenüber hat Geoffroy zwar den Unterschied zwischen „Zoologie" und „Zootomie", zwischen Natur„beschreibung" und Natur„erkenntnis", zwischen Materialsammlung und Tatsachenverwertung mehrfach betont, ist aber dabei stets voller Achtung für Cuvier's Arbeiten geblieben, deren große Bedeutung er mehrfach erwähnt und die er ausdrücklich von den lediglich „zählenden, messenden und wägenden" Arbeiten sondert (29. März). Wo er konnte, hat er vermittelt (12. Juli). Richtig ist, daß ein stolzes Selbstbewußtsein in seiner Haltung zutage trat, das aber auch da nicht verletzend wurde, wo ihn Aussprüche Cuvier's gereizt hatten, wie etwa jener, daß in Geoffroy's Theorie das Richtige alt und das Neue falsch sei. Man gewinnt, wenn man Geoffroy's Reden liest, immer wieder den Eindruck, daß es ihn schmerzt, seinem großen Kollegen opponieren zu müssen, daß er es in den mildesten und feinsten Wen-

dungen zu tun sich bestrebt, und daß er auch heftigeren Vorstößen Cuvier's ausweicht, weil er nicht für seine Person, sondern eine Idee kämpft. Die Art wie er dies ausdrückt, seine Lobrede auf die intuitiv das Wahre erkennende Anschauungskraft des Genius und seine prophetischen Worte über die Zukunft der vergleichenden Anatomie konnten wohl subjektiv für Cuvier kränkend sein, objektiv aber keinesfalls.

Es möchte vielleicht daran zu denken erlaubt sein, daß sich im Verhalten beider mehr als persönliches Temperament ausdrückte, daß vielmehr der ganze Charakter ihrer Rassen darin offenbar wurde. War doch das Impulsive und Romantische grade in Geoffroy's Leben mehrfach hervorgetreten, seine schwärmerische Hingabe an eine Idee, dabei die echt französische Neigung, den Gedanken in eine Fülle prunkvoller Worte und Metaphern zu kleiden, während wir in Cuvier's kühler Festigkeit und trotzigen Steifheit unschwer den Germanen erkennen, in dessen Adern das Blut eines reformierten Geschlechtes floß. Dabei ist es merkwürdig, daß in der Deutung der Befunde grade Geoffroy der Exaktere von beiden war, der soweit er überhaupt eine Erklärung der Umbildungen gab, damals und später nur natürliche Ursachen als wirksam annahm, während Cuvier ausschließlich teleologische Prinzipien gelten ließ. Es muß auch, wie schon Kohlbrugge es sehr richtig tut, darauf aufmerksam gemacht werden, daß zur Zeit jenes Streites die materialistische Mode Lamettrie's und der Rationalismus des Holbach'schen Système de la nature spurlos vergangen war, so daß alle Naturforscher jener Zeit, Cuvier wie Geoffroy, Lamarck wie Erasmus Darwin, von Gott als höchstem und letztem Urheber der Dinge sprechen.

2.

Wesentlicher als diese Streiflichter auf die Personen sind uns nun die Fragen nach dem Sinn des ganzen Vorganges. Um was ging der Streit? Ging er lediglich um die Frage, ob die Salpen zusammengefaltete Wirbeltiere seien? Ging er um die Unité de plan oder unité de composition? Drehte er sich um deszendenztheoretische Fragen? Wir haben nur nötig, den Inhalt der obigen Berichte zusammenzustellen, um auf diese Fragen eine ebenso präzise, wie unerwartete Antwort zu erhalten.

Außerordentlich einfach, durch seine Nüchternheit und die Klarheit, die in der Sache selbst lag, alle Zuhörer — Gelehrte und Laien — überzeugend war das, was Cuvier vertrat. Zunächst hatte er es sehr leicht, auf die gänzlich unklare Terminologie seines Gegners hinzuweisen. „Was heißt composition"? — Was heißt plan?, was unité de plan? — fragt er am 22. Februar. — Was sind Elemente? Was analogies universelles? am 22. März. Er

kann sich vorstellen, daß Häuser dieselbe „composition“ haben (aus gleichviel Stockwerken bestehen) und den gleichen „plan“ (übereinstimmende Anordnung der Zimmer in verschiedenen Häusern). Aber für die lebendige Natur verwirft er einen solchen Plan, muß ihn verwerfen, da er ihn nicht sieht; und nun gar Einheit eines solchen Planes! Vergebens setzt ihm Geoffroy am 1. März entgegen, daß unité de plan nur eine, gewiß irreführende Abkürzung sei für: „Einheit des Systems in der Zusammensetzung und Anordnung der Bestandteile der Organe“; vergebens erklärt er, daß „unité universelle“ ein von ihm niemals gebrauchtes, baaren Unsinn ausdrückendes Wort sei. Umsonst. Cuvier war den Tatsachen nach im Recht und zog mit schneidender Schärfe die Folgerungen aus ihnen. Am 22. Februar in seiner ersten großen Entgegnung weist er nach, daß zwischen Mollusken und Wirbeltieren keine Spur eines gemeinsamen Planes bestehe. Nicht einmal innerhalb der Klassen gebe es solche Gemeinsamkeit. Am 22. März erweitert er die Kluft mit der ironischen Frage, wo denn zwischen Medusen und Giraffe, Seestern und Elefant diese Einheit sei! Er konstatiert die tiefe Kluft zwischen Säugetieren und Vögeln, was speziell das Zungenbein anlange. Grade in seiner Besprechung der Theorie Geoffroy's in Anwendung auf das Zungenbein kommt er dann zu noch schärferen Sonderungen. Das durch Luftsäcke aufgeblähte Hyoid des Brüllaffen ist ein Skelettelement völlig sui generis, das mit anderen Zungenbeinen garnichts gemein habe und ein processus styloides komme lediglich dem Menschen zu; falsch sei es, diesen Knochenfortsatz bei anderen Tieren wiederfinden zu wollen (22. März). Es befriedigt ihn, festzustellen, daß das Zungenbein bald aus drei, bald aus vier, in anderen Fällen aus mehr, bis zu 17 Stücken zusammengesetzt sei. Ähnlich verfährt er bei der Beurteilung des Brustbeins am 5. April. Seine Aufgabe als Vergleichender Anatom glaubt er dadurch im wesentlichen gelöst, daß er die Mannigfaltigkeit der Organisationen durch die Zweckmäßigkeit der jedesmaligen Leistung erklärt (22. März). Diese entscheide, ob drei, vier oder mehr Stücke am Zungenbein nötig seien, und das einzige Gesetz der Natur sei (5. April), die Formen gemäß der Existenzbedingungen zu variieren. Hieraus ergibt sich sein methodologisches Prinzip, das er in jeder seiner Erwiderungen hervorhebt. So sagt er am 22. Februar, der Naturforscher habe nur zu prüfen, inwieweit Ähnlichkeiten tatsächlich nachweisbar seien; wo das nicht mehr der Fall sei, habe die Sache ihr Ende. Am 22. März erläutert er diese Aufgabe dahin, daß er sagt: „Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten bilden die Tiere, wie sie nun einmal sind; weitere Verallgemeinerungen werden nur von Ignoranten für baare Münze genommen.“ Und am 5. April erklärt er, dem Forscher erwachse lediglich die Aufgabe, die Tiere nach Klassen-, Ordnungs-, Familien- u.s.w. charakteren zu klassifizieren.

Es ist klar, wie ihn diese Auffassung in Ermangelung eines anderen Prinzips der unverhüllten Teleologie in den Arm treiben muß. So führt er am 22. Februar aus, maßgebend sei für die Organisation die Rolle, die ein Tier in der Natur spielen müsse. An diesem „rationellen Prinzip", wie er es nennt, müsse das Geoffroy'sche Prinzip seine Grenze finden. Und am 5. April vermag er der Natur gar so tief in ihre Geheimnisse zu blicken, daß er ausruft, sie habe es nicht nötig, Anleihen bei anderen Organen zu machen, wenn sie ein bestimmtes Organ zweckentsprechend umändern wolle. Was sie wolle, könne sie auch. So muß er zu einer völligen Verurteilung der Methode seines Gegners gelangen. Er habe eben in seinem Bestreben, neue Ähnlichkeiten zu entdecken, nur die alte Aristotelische Methode erweitert (22. Februar), aber habe eben grade darin geirrt und grade dadurch Unheil gestiftet. Es gebe eben Ähnlichkeiten nur in ganz beschränktem Maße; sie darüber hinaus feststellen zu wollen heiße, die Natur in Sklavenketten legen (22. März) und alle Forschung zu Unfruchtbarkeit verdammen (ebenda).

Geoffroy hatte demgegenüber einen äußerst schweren Stand. Daß die Laien, die dem Streit beiwohnten, Cuvier Beifall klatschten, wenn er ihn immer und immer wieder aufforderte doch nur zu sagen, was er eigentlich meine, oder wenn er unter behaglicher Zustimmung der Laienhörer in aller Öffentlichkeit nachwies, daß das Zungenbein des Brüllaffen gänzlich anders aussehe, als das der Vögel — das störte ihn wenig. Aber die Stunde war für ihn gekommen, wo er das, was ihm vorschwebte, wirklich präzise demonstrieren sollte; wo das, was bisher den Gegenstand seiner einsamen Studien gebildet hatte, eigentlich wider seinen Willen in voller Öffentlichkeit vor profanen Ohren verhandelt werden mußte. Dem Gang seiner Verteidigung müssen wir warme Bewunderung zollen. Er konnte seinen Standpunkt natürlich nur so wählen, daß er Cuvier gegenüber das verteidigte, was schlechthin unangreifbar war. Dies Unangreifbare waren nicht die Ergebnisse, zu denen er gelangt war, nicht die Formulierung, die er seinen „Gesetzen" gegeben hatte, sondern es war die Methode der Vergleichung, das neue, exakte Prinzip, das er bei der vergleichenden Beurteilung organischer Formen angewandt sehen wollte. Damit trat er Cuvier nun sofort entgegen. „Wann kann und darf man überhaupt vergleichen?" ist die Frage, die ihn vor allem leitet (22. März). Er beantwortet die Frage anders als Cuvier, der nur da vergleichen will, wo er die Ähnlichkeiten findet. Ich will auch da vergleichen, wo ich Verschiedenheiten finde, erklärt er, ja grade da. Die alte aristotelische Zweiteilung der Tierwelt in Blutlose und Bluttiere, durch Lamarck's ebenso schädliche in Wirbellose und Wirbeltiere erneuert und verewigt (22. März) dünkt ihn unerträglich und so will er den „ressemblances philosophiques" möglichst weite Grenzen

setzen, nicht wie sein Gegner möglichst enge (22. März). Schon am 1. März hatte er das als die grundlegende Frage bezeichnet, als die entscheidende und für die weitere Forschung maßgebende. Er formuliert sie so, daß er sagt, er sehe Ähnlichkeiten dort, wo man bisher nur Unterschiede gesehen habe.

Freilich türmt sich hierbei nun sofort die unübersteigliche Schranke auf, daß diese Ähnlichkeit zunächst nur in seiner subjektiven Überzeugung besteht, und daß sie für die Wissenschaft erst objektiv gültig wird, wenn sie exakt nachgewiesen werden kann. Auch er ist der Überzeugung, daß die Natur mit vorhandenem Material die Anpassung an die Umwelt produziere (22. März); aber er verwirft Cuvier's Meinung, daß sie dabei willkürlich, also lediglich nach vorbestimmten Zwecken schaffe. Er kennt kein Tier, das wie Cuvier gemeint hatte „eine Rolle spielen müsse", sondern nur Tiere, die eine Rolle spielen können kraft gegebener und ein für alle Mal vorhandener Möglichkeiten dazu. Die Vögel sind nicht zum Fluge erschaffen, sondern sie können fliegen, weil sie eine dazu geeignete Organisation haben, sagt er an anderer Stelle, also ganz ähnlich wie Goethe in dem bekannten Wort, der Ochse habe nicht Hörner um zu stoßen, sondern weil er Hörner habe, könne er stoßen. So ist es die Organisation, die ihm als das ein für alle Mal Gegebene vorschwebt. Sie ist es, die ihm schon bei der Betrachtung seiner osteologischen Sondungen als das unenträtselbare „Etwas" entgegentrat (1. März); und auch am 22. März kann er seinen Zuhörern nichts anderes als eben dies rätselhafte „Etwas" als das primär Gegebene, das sich im Medium ändere, vorführen. Dies ist es, was er an jenem Tage, wie schon in seinen früheren Schriften das „Element anatomique" nennt.

Wie aber diesem „Element" praktisch beizukommen sei, das ist sein Problem gewesen, das er in seinen Arbeiten seit dem Jahre 1802 zu lösen versucht hatte. Daß es praktisch irgendwie lösbar sein mußte, ergab sich ihm eben aus allgemeinen Überlegungen als Postulat. Jetzt, vor der Öffentlichkeit aufgerufen, findet er tatsächlich die Worte, um klar zu machen, was ihm dabei das Wesentliche erscheint. Gleich am 1. März ist sein leitender Gedanke „die praktische Brauchbarkeit" seines Prinzipes, d. h. sein Wert als Methode. Nur von diesem Standpunkt aus bezeichnet er seine Methode am gleichen Tage als „neue Wissenschaft" und als „Lebensfrage der Philosophie". Am 22. März spricht er gleichfalls von der „Reform der Anatomie" und wendet sich gegen Cuvier's Darstellung, es seien die klassifikatorischen Einteilungen das „Prinzip" der vergleichenden Anatomie. Nein, sagt er, die Systematik ist kein „Prinzip", sondern ein „Resultat" der Vergleichung — ein Satz, damals neu und bekämpft, heute uns allen

geläufig. Es ist ein Unterschied, sagte er, zwischen Prinzipien und Resultaten (22. März), und was Cuvier und mich trennt, sind eben weniger die Resultate, als der Weg auf dem sie gewonnen werden (29. März). Er konnte dies sagen, da er ja mit Cuvier völlig über den Wert dieser Resultate selbst, den Wunderbau der Systematik, einig war. Hatte doch auch er wichtige Beiträge zur Systematik der Wirbeltiere geliefert. Daß aber auch in dem, was die Klassen trennt, etwas Gemeinsames existiere, das ist es, was er „philosophie" nennt; denn wenn auch „philosophie" im Sinne eines übergeordneten Prinzipes in allen Wissenschaften eine Rolle spielt (Rechts-, Geschichts-, Sprachphilosophie u. s. w.) —, so scheint grade die „philosophie" anatomique und zoologique jener Zeit einen etwas engeren und präziseren Sinn zu haben. Wir können, ohne an den Beziehungen etwas zu ändern, „philosophie" gradezu mit „Methode" übersetzen. Gebraucht doch Geoffroy selbst am 29. März (p. 167) beide Worte als gleichwertig, indem er fragt: „En quoi donc consiste cette différence ou de méthode ou de philosophie?"

Es kommt ihm also darauf an, zu sagen, daß eine wissenschaftliche Vergleichung neu begründet werden müsse; daß dieser Grund nur durch eine neue Methode der Vergleichung gelegt werden könne, und daß diese neue Methode ihre Prinzipien nicht in der Systematik finde, sondern in der Gesamtorganisation, sowohl dessen, was bei verschiedenen Tieren ähnlich, als dessen, was unähnlich sei. So lehnt er die Vermittlungsversuche ab, es möge doch jeder auf seinem Wege weitergehen, Cuvier, indem er die Ähnlichkeiten, er selbst, indem er die Verschiedenheiten untersuche (29. März). Das sei nicht seine Meinung. Es gebe darin keine Vermittlung, es gebe nicht zwei Seiten des Problems; das Problem sei eines: Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten seien am gleichen Organismus zu beurteilen.

Wir kennen aus der eingangs gegebenen Einleitung in die Geschichte des Akademiestreites den Weg, auf dem Geoffroy das ihm vorschwebende Ziel zu erreichen hoffte. Es war der Vergleich — nicht, wie wir es heute zu tun pflegen zwischen möglichst „nahe verwandten" Formen —, sondern zunächst zwischen zwei möglichst weit voneinander getrennten Organisationen. Z. B. führe ich die Abhandlung über das Sternum an, wo er mit der Gegenüberstellung der Fische und Vögel beginnt, um erst weiterhin durch Reptilien, Frösche und Säugetiere die „anneaux intermédiaires" einzufügen. Hierbei geht er von der Voraussetzung aus, daß jeder anatomische Baustein überall vorhanden sei, entweder real oder virtuell wenigstens seinem Platze nach; sodann aber, daß man diese Bausteine wiedererkennen könne lediglich aus ihren im ausgebildeten Zustande vorhandenen Beziehungen zu Nachbarteilen. In der Dis-

kussion mit Cuvier geht er auf diese Grundfragen seiner Methode nur wenig ein. Er mußte voraussetzen, daß diese Grundfragen seinem Gegner und der wissenschaftlichen Corona bekannt seien. Er stellt daher mehr die Technik der Vergleichung und das, was sie von bisherigen Versuchen unterscheidet, in den Vordergrund. Es sind das zwei Punkte, nämlich erstlich der völlige Verzicht auf alle Vergleichung der Funktionen. Hierin wurde er von Cuvier mißverstanden, der ihm vorhielt, daß ja er beim Bestimmen dessen, was überhaupt „Sternum" sei, eine funktionelle Definition gegeben habe, Stütze und Umhüllung nämlich für die respiratorischen Eingeweide. Gewiß war es Geoffroy's Meinung sowenig, wie die späterer Morphologen, die Organe und Systeme losgelöst von jeder Funktion zu vergleichen. Aber sie mußte aufhören, das beherrschende Prinzip zu sein, vor allem im negativem Sinne, daß Dinge, die verschiedene Leistungen hätten, auch ihrer morphologischen Bedeutung nach verschieden seien. So begründete Geoffroy die später so wichtig gewordene Lehre vom Funktionswechsel (29. März, p. 178). Ein zweiter Punkt ist der, daß er nicht das Organ in seiner Gesamtheit, sondern die Bestandteile des Organes („matériaux") vergleichen will, also nicht das „Zungenbein", sondern seine Komponenten, die einzelnen Stücke deren Umbildungen er bei den einzelnen Formen verfolgen will (1. März u. 29. März). Durch zwei indirekte Beweisführungen versucht er seinen Hörern die Sachlage klar zu machen. Am 22. März geht er auf die Atemorgane der Fische ein und fragt, ob denn etwa die Natur diese als Sonderschöpfung hervorgebracht habe, oder ob die Elemente, die bei den Fischen im Dienste der Respiration stehen, bei Luftatmern nicht trotzdem zu anderer Verwendung gelangten. Fast schiene ihm die Terminologie der Ichthyologen für jene seltsame Auffassung zu sprechen (1. März). Darum will er die spezielle Fischterminologie (Operkulum, Präoperkulum u. s. w.) lieber durch solche Namen ersetzen, die für alle Tiere gültig seien, so, wie er Flügel, Flosse, Hand, Klaue u. s. w. ersetzen will durch die Bezeichnung „Endglied der vorderen Extremität", Kanonknochen durch Metatarsalia u. s. w. In all dem hat ihm die spätere Morphologie Punkt für Punkt Recht gegeben, ganz im Gegensatz zu Kohlbrugge's Versicherung, daß Geoffroy's Standpunkt von niemandem mehr geteilt werde (p. 75). Geoffroy kommt dann am 29. März nochmals auf die Frage zurück und meint, seine Gedanken popularisierend, wenn niemand daran zweifele, daß die Augen aller Wirbeltiere trotz großer Verschiedenheiten identische Organe seien, da eben hier die Ähnlichkeiten überwögen — warum solle man Bedenken tragen, dies für das Zungenbein anzunehmen, bei dem sich nun die Verschiedenheiten in den Vordergrund drängten?

Grade das Auge ist übrigens eines der wenigen Beispiele, die auch heute noch zum Problem der unité de plan zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen (Tunicaten) hinführen. Es wird ja in mannigfacher Weise von Zoologen und vergleichenden Anatomen erörtert.

Das wäre das Wesentliche, was über den Inhalt des Streites zu sagen wäre. Man würde vergeblich mehr suchen, vergeblich nach allgemeineren Erörterungen über den Zusammenhang der Formen, oder nach Gesetzen der Bildung und Umbildung. Vor allem werden die genetischen Fragen nur in aller Kürze gestreift und zwar so, daß man nicht den Eindruck hat, als ob sie Geoffroy irgendwie als wesentlich erschienen. Zudem springt ein Gegensatz in die Augen, den Geoffroy nicht überbrücken kann oder will. Am 22. März finden sich die bekannten Hindeutungen auf deszendenz-theoretische Gedanken, von dem Verhältnis des Sprosses zum Zweig, der Rebe zum traubentragenden Stock, in dem niedere und höhere Form zueinander stehen; von der Leiter der Wesen, die Entwicklungsstufen miteinander verbände, ähnlich denen von Ei, Kaulquappe, Frosch. Er spricht grade an diesem Tage auch von den „Anneaux intermediaires“ und Cuvier tritt am 5. April diesen genetischen Gedanken entgegen. Es handelt sich dabei also offenbar um echten, realen Transformismus. Gleichwohl lehnt er am 29. März Lamarck's Lehren ausdrücklich (p. 184) ab und findet in der Redaktion der Gesamtschrift (vom 5. April) Anlaß, in einer Fußnote zum 22. Februar ausdrücklich zu betonen, daß man sich die Ähnlichkeiten lediglich intellektuell vorzustellen habe und nicht glauben dürfe, sie stellten eine echte Reihe dar, so wenig, wie der Typus „Haus“ erfordere, daß dasselbe Königsschloß vorher eine Hütte, dann ein Wohnhaus, dann ein Palast gewesen sei. — Daß dieser Widerspruch im Geoffroy'schen System da ist, und wie wir ihn erklären können, haben wir ja oben eingehend erörtert. Ein Widerschein dieses Konfliktes fällt eben auch in den Akademiestreit hinein.

Fragen wir nun, wie sich der Erfolg der großen Aussprache darstellte, so gelangen wir zu einem Resultat, das sich nach dem Gesagten voraussehen ließ. Cuvier behielt Recht in jeder Einzelfrage, denn er konnte nachweisen, daß Mollusken und Wirbeltiere nicht in so einfacher Weise aufeinander bezogen werden können, wie es sein Gegner wenigstens mittelbar durch Empfehlung der Arbeit von Laurencet und Meyranx gemeint hatte; er konnte ihm ferner gröbere Fehler im Vergleich der Zungenbeine und des Sternums nachweisen. Cuvier hatte aber in unseren Augen Unrecht, da er sich nicht fähig zeigte, trotz dieser Fehler die ungeheuere Tragweite des Geoffroy'schen, rein morphologischen, vom Funktionellen gänzlich absehenden Prinzipes zu erkennen und statt dessen in Äußerlichkeiten der Terminologie und Begriffsdefi-

nition stecken blieb. Er hatte auch darin unrecht, daß er einer teleologischen Naturerklärung zugewandt blieb und sich von einer Vergleichung nach Funktionen nicht lösen konnte oder wollte.

Geoffroy hingegen hat für die Nachwelt Recht behalten durch den Sieg, den seine Theorie schon bald nach seinem Tode feiern konnte. Er hat aber damals Unrecht gehabt, weil es ihm nach dem damaligen Stande der Kenntnisse nicht möglich war, mit seiner Methode zu anderen als unvollkommenen Ergebnissen zu gelangen. Denn wenn irgendwo, so erweist sich hier die Wahrheit des Gegenbaur'schen Wortes, daß sich der Wert einer Methode allein nach ihren Ergebnissen beurteilen lasse und daß es bei mangelndem Erfolge ein schlechter Trost sei, die Methode sei wenigstens gut gewesen. Wie die Dinge damals lagen, konnte Geoffroy nicht anders, als — sagen wir es ungeschminkt — herumraten, welches Skelettelement etwa einem anderen entsprechen möge. Darin stimme ich mit Kohlbrugge (p. 65) überein. Nun ist aber raten und raten ein Unterschied, und grade das intuitive Erfassen der Zusammenhänge durch ein geniales Auge ist ein Erraten höherer, besonderer Art. So konnte Geoffroy Vieles glücken, z. B. die Einsicht in die Bedeutung des Processus styloides und die Verfolgung dieses Elementes und seiner Verbindung mit dem Körper des Zungenbeins bei den Säugetieren oder die Homologisierung der Tuba Eustachii mit der Schlundöffnung der ersten Visceralspalte bei Fischen. Der Fehler aber lag darin, daß die Analogien und Konnexionen nicht vom erwachsenen Tier allein hergenommen werden durften, sondern vom Embryo und daß die Entwicklungsgeschichte ihm erst die Möglichkeit gegeben haben würde, seine Vergleiche wirklich exakt zu begründen. Cuvier selbst war auf diesem Gebiete tätig und widerlegte z. B. im Jahre 1831 wesentliche Punkte des Geoffroy'schen Vergleichs des Brustbeins der Vögel, indem er zeigte, wie die Löcher in diesem Knochen entstanden, daß demnach die benachbarten Knochenspangen nicht besondere Knochen (den Radien der Membrana branchiostega vergleichbar), sondern nur besonders verdünnte Teile des Brustbeins selber seien. In ähnlicher Weise wurde dann im Jahre 1837 die „Metamorphose der Visceralbögen" durch Reichert untersucht, und es ist klar, daß die Homologie des Steigbügels mit dem oberen Ende des Zungenbeinbogens, des Hammers und Ambosses mit dem Quadratbein und Gelenkteil des Kieferbogens Geoffroy's erratene Homologisierung zwischen den Gehörknöchelchen und dem Operkulum, dem Quadratum und der Gehörkapsel ersetzen mußte. Hätte aber denn etwa Cuvier, wenn er dies Jahr 1837 erlebt hätte, nun seine Darlegungen des Jahres 1830 aufrecht erhalten können? Und hätte

Geoffroy an seiner Methode wesentliche Punkte zu ändern Anlaß gehabt? Das gibt uns zu denken.

Die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere fehlte für Geoffray zur Verwertung seiner Theorie. Das sei für die Frage des Sternums kurz nachgewiesen. Wir wissen heute, daß das Brustbein sich unter dem Einfluß von vier Faktoren entwickelt. Es sind dies: 1. die Rippen, 2. die oberen Extremitäten vermittels des Schultergürtels, 3. ein Hautknochenapparat, die sogenannte Clavicula, und endlich 4. das sogenannte „Prosternum" eine Bildung unbekannten Wertes, möglicherweise auf Halsrippen zurückzuführen. Geoffroy hatte in bewunderungswürdigem Tiefblick das Prosternum (das er „Episternum" nannte) herausgesondert, dies aber auf Teile der Kiemenbögen, copulae, bei Fischen bezogen. Er hatte ferner die Beziehungen zum Coracoid des Schultergürtels, desgleichen die Gestaltung des Knochens bei Säugetieren in Beziehung auf das Schlüsselbein richtig beurteilt. Falsch wurde seine Vergleichung aber dadurch, daß er die Beziehungen zu den Rippen falsch auffaßte, die er teilweis auf die Radien der Branchiostegalmembran bezog, und daß er die Bedeutung der Claviculae verkannte, so daß er z. B. (wie übrigens auch Cuvier) das ganze Plastron der Schildkröten dem Sternum der übrigen Reptilien verglich. Wäre die Entwicklungsgeschichte der Rippen, des Visceralbogensystems der Fische und des Dermalskelettes bekannt gewesen, so hätte Geoffroy keinesfalls das „Prosternum" (sein Episternum) auf den Kiemenbogenapparat bezogen und hätte dadurch den Fehler vermieden, auch die Branchiostegalmembran mit einem Teil des Vogelsternums, die Radien jener Membran mit Sternalrippen zu vergleichen, was nach der damaligen Sachlage wenigstens konsequent war. Er hätte ferner die Bedeutung der Clavicula nicht verkannt, die ja nur einen Teil des Schildkrötenplastrons ausmacht, während die übrigen Teile des Brustbeins, wie bei den Schlangen, fehlen. Aber auch das heute als „Episternum" bezeichnete Skelettelement, das in Beziehung zur „Clavicula" steht, hat er gut abgegrenzt, wenngleich er seine Schicksale bei den Amnioten nicht kennt.

Dies alles zeigt uns die Vorzüge und Schwächen des Geoffroy'schen Prinzips in klarer Weise. Gewiß aber ist allein schon die Tatsache, daß er das Sternum zum Problem wählte, ein Zeugnis für seine Art, in die Dinge hineinzusehen. Ist doch bis auf den heutigen Tag dieser Skeletteil der, bei dem sich das Prinzip Geoffroy's nahezu unverändert anwenden läßt (Gegenbaur 1898 Bd. I S. 484ff.). Sodann hat er in meisterhafter Weise vieles Wichtige, z. B. die Beziehungen zur Extremitätengürtelmuskulatur, bereits erörtert. Drittens endlich sehen wir, woran es gefehlt hat und das macht uns um so bescheidener, als auch wir

noch über die Bedeutung des Halssternums (Prosternum) das Schicksal des Episternums und des sogen. Cleithrums gänzlich im Dunkeln sind. Die Entwicklungsgeschichte hat uns hier im Stich gelassen und Geoffroy's Prinzip der Konnexionen und Analogien möchte vielleicht für solche verzweifelten Fälle doch noch als übergeordnetes Prinzip winken. Sollten wirklich der Kopulararapparat der Visceralbögen und der Kopulararapparat der Rippen zwei völlig voneinander ihrem letzten Wesen nach verschiedene Teile sein??

III. Der Streit bei Mit- und Nachwelt.

Die geschilderten Ereignisse haben bei denen, die ihnen unmittelbar beiwohnten und bei den Zeitgenossen nicht mindere Teilnahme hervorgerufen, als bei der Nachwelt. Einen großen Teil der Literatur findet der Leser in Kohlbrugge's Abhandlung zitiert. Es ist nicht mein Wunsch, ausführlich darüber zu berichten, sondern nur einige wenige, wichtige Zeugnisse dafür beizubringen, wie sich das Urteil über die damaligen Vorgänge nach und nach gebildet hat.

Über den Gegenstand des Streites zwischen Geoffroy St.-Hilaire und Cuvier bestand, wie Kohlbrugge sehr richtig betont, in den ersten Jahrzehnten danach keinerlei Zweifel oder Irrtum, wenngleich natürlich die Tragweite der Geoffroy'schen Gedanken selbst von einem Manne wie Johannes Müller nicht ermessen werden konnte, eben, weil die systematische Durchbildung des Homologiebegriffes erst einer späteren Zeit vorbehalten blieb. Owen knüpfte darin bewußtermaßen an Geoffroy an. Die deszendenztheoretischen Argumente wurden damals von niemandem als wesentlich beachtet. Grade auf sie richtete dann aber E. Haeckel die Aufmerksamkeit der Naturforscher, und bis auf den heutigen Tag ist seine Ansicht über den eigentlichen Gegenstand des großen Streites herrschend geblieben.

Uns zum Einzelnen wendend, so verdient hervorgehoben zu werden, daß die „Savants confrères" der Akademie selbst Geoffroy's Auftreten keinesfalls so abfällig beurteilt haben, wie es nach Kohlbrugge's Darstellung der Fall zu sein scheinen möchte. Wenn man ihn auch zwei Jahre später nicht zum Nachfolger Cuvier's wählte, so wurde er doch zu Beginn des Jahres 1831 mit großer Majorität zum Vizepräsidenten gewählt. Die Tageszeitungen standen mit ihrer Berichterstattung teils auf Cuvier's (Journal des débats) teils auf Geoffroy's Seite (Temps, National). Würdig und unparteiisch war die Berichterstattung in der Gazette medical de Paris und der Revue encyclopédique. Merkwürdig ist, daß Cuvier selbst in seinem Referat über die Arbeiten der Akademie während des Jahres 1830 auch von dem Streite selbst berichten mußte (Annales des

sciences naturelles Bd. XXIV, p. 202 ff. „Traveaux de Mm. Meyranx et Laurencet. Polémique entre MM. Cuvier et Geoffroy). Kohlbrugge hat Recht, wenn er die objektive und versöhnliche Fassung dieses Berichtes betont (p. 88). Aber den Gegenstand des Streites hebt Cuvier hier ebensowenig richtig hervor, wie er ihn in den akademischen Erörterungen erfaßt hatte.

Zweifellos die berühmteste und weitaus wichtigste Besprechung des ungewöhnlichen Geschehnisses ist die, die Goethe in den Jahren 1830 und 1832 verfaßt hat. Sie ist abgedruckt im VII. Bande der II. Abteilung der Weimarer Ausgabe S. 165 ff. Kein Deutscher und insbesondere kein deutscher Naturforscher kann diese Berichte ohne Ergriffenheit lesen und ohne daß sein Herz höher schlägt. Einer der größten deutschen Naturforscher ist es auch gewesen, der das rechte Wort fand zum Preise dieses wundervollen Testamentes Goethe's. Rudolf Virchow urteilte: „Geoffroy's Streit war Goethe's Streit. Denn der berühmte Verfasser der Philosophie anatomique hatte es übernommen, die Methode[4]) des deutschen Dichters in Frankreich zur Geltung zu bringen" (1861, p. 64). So ist Virchow der erste Gelehrte, der nicht nur erkannt, sondern auch ausgesprochen hat, welches der eigentliche Kern des Streites gewesen ist. Wenn er auch darin irrt, daß Geoffroy nie die Absicht gehabt hatte, Goethe's Methode, die er damals gar nicht kannte, zu propagieren. Es wäre unrecht, dem Leser die Worte vorzuenthalten, mit denen Virchow Goethe's Schrift charakterisiert (l. c. p. 65/66).

„Da hielt es den alten Helden nicht länger. Noch einmal faßte er den Griffel und schrieb mit sicherer Hand das Urteil über die Prinzipien der Philosophie des Tierlebens. Galt es doch, den philosophischen Denker gegen die herbe Kritik des strengen Forschers zu schirmen. Und noch ein zweites Mal — es vergingen dazwischen zwei Jahre — setzte er an und entrollte ein Gemälde von dem Entwicklungsgange der wissenschaftlichen Zoologie, wie er selbst ihn mitgemacht hatte. Seine großen Zeitgenossen, die nun alle dahingegangen waren, die Führer in Anatomie und Zoologie ließ er, wie ein Feldherr, vor dem Auge seines Geistes vorüberziehen. Da kam der edle Graf Buffon, dessen Naturgeschichte in demselben Jahr erschienen war, da Goethe geboren ward. Da kam Daubenton, dessen Forscherblick zuerst die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule schärfer erfaßte. Da kam Petrus Camper, der würdige Holländer, der den Gesichtswinkel entdeckte. Da erschienen die Freunde, Thomas Soemmering und Merck, die treuesten Helfer in den Tagen der Jugend. Die Heerschau ging zu Ende. Der lorbeergeschmückte Feldherr durfte sich den hohen Verblichenen ebenbürtig erachten. Und so schrieb er das Datum unter die Schrift:

Weimar, im März 1832.

Darnach schrieb er nichts mehr. Am 22. März schaute sein Auge dieses Licht zum letztenmal. Und sein letztes Wort war: Mehr Licht!

Kaum zu glauben ist es nun, daß Kohlbrugge in der Be-

4) Im Original nicht gesperrt.

urteilung der Stellung Goethe's zu dem Ergebnis gelangt (p. 93): „Seine Parteinahme hat Goethe also keine Ehre eingebracht." Sehen wir, worauf er dies Urteil stützt. Dabei ist zweierlei auseinanderzuhalten. Das Erste, worin wir nach allem oben Gesagten Kohlbrugge natürlich beistimmen, ist das, daß „Goethe's Freude nicht etwa prädarwinistischen Gedanken wie Variabilität oder Descendenz galt".

Zwar ist es nicht richtig, wenn Kohlbrugge erklärt, bis zum 15. April, dem Tage wo Geoffroy sein Buch abschloß, sei nur über die „Unité de composition" gestritten worden. Denn schon am 22. März fielen die Worte Geoffroy's über Descendenz, und in der Sitzung vom 5. April trat Cuvier diesen Gedanken entgegen. Aber richtig ist, daß, wie schon oben nachgewiesen, diese Frage eine ganz untergeordnete Rolle gespielt und daß Goethe gleichfalls davon keine Notiz genommen hat. Eben darum dürfen wir aber auch Goethe keinen Vorwurf daraus machen, wie es Kohlbrugge tut, daß er Geoffroy's spätere Abhandlung von der Abstammung der Krokodile in der Gazette medicale (2. April 1831), sowie die erste Anzeige dieses Vortrages (Gaz. medic. vom 16. Oktober 1830) übersah „oder nicht zu beachten wünschte". Denn wer Goethe's Stellung zu diesen Fragen, wie wir sie auch eingangs gekennzeichnet haben, kennt, weiß, daß er bis in sein hohes Alter hinein vermieden hatte, das Verhältnis der Tiere zu einander real-genetisch zu erfassen, und daß der 81-Jährige selbst besser begründeten Folgerungen gegenüber schwerlich mehr in der Lage gewesen wäre, seine Art, die Natur zu betrachten, umzuwandeln. Aber auch Geoffroy's Aufsatz über den Einfluß der Außenwelt auf die Gestalt der Tiere, in dem eben jene descendenztheoretischen Gedanken enthalten sind, beabsichtigt ja sowenig diese Gedanken im Sinne des späteren Darwinismus als grundlegend zu betrachten, daß er im Gegenteil mit ihnen die älteren Ideen der Philosophie anatomique und zoologique für völlig vereinbar hält. Wir müssen unbedingt annehmen, daß Goethe, selbst wenn er diesen Aufsatz gelesen hätte (das Gegenteil steht keineswegs fest), grade darin keinen Anlaß gefunden haben würde, zum Descendenztheoretiker zu werden.

In diesem ersten Punkte stimmen wir Kohlbrugge also natürlich bei. Davon zu unterscheiden ist aber, worin er die Mängel in Goethe's Parteinahme erblickt. Goethe sei, so sagt dar Kritiker, niemals auf die Details oder auf Cuvier's Einwände eingegangen. Goethe sei stets „wie ein theologischer Dogmatiker, der seine Dogmen über alles stellt", von dem „seiner Meinung nach unumstößlichen Grundsatz" ausgegangen, daß die „Unité de Composition" richtig sein müsse. Goethe habe erst im Jahre 1830 bemerkt, daß Geoffroy sein Alliierter sei. Er habe (bei Eckermann) „gejubelt über den endlich erlebten Sieg einer Sache", während doch von einem Siege gar nicht die Rede sein konnte. Seine Betrachtungen zeigten, daß ihm „der Standpunkt Cuvier's ganz dunkel geblieben war". „Er scheint sich auch nicht die geringste Mühe gegeben zu haben, um Cuvier zu begreifen, indem er seine Werke studierte. Er beherrschte also den Gegenstand nicht und knüpfte seine Betrachtungen an eine durchaus einseitige Streitschrift."

Weiter wird Goethe nahegelegt, er hätte in seinen beiden Referaten doch erklären müssen, ob man Kopffüßer und Wirbel-

tiere vergleichen dürfe; es sei ihm hinsichtlich der Geoffroy'schen Theorie verschlossen geblieben, daß sie nur für ein beschränktes Gebiet gelte. Er habe endlich die spätere Entwicklung namentlich Geoffroy's Kampf gegen den Vitalismus nicht beachtet, der ihm — selbst Vitalisten — hätte peinlich sein müssen.

All diese Argumente, die beweisen sollen, daß Goethe seine Parteinahme keine Ehre gebracht habe — im einzelnen zu widerlegen, ist nach dem Standpunkt, der hier bisher in der Darstellung des Streites eingenommen worden ist, überflüssig. Es geht zur Genüge aus ihr hervor, daß Goethe in dem speziellen Anlaß nicht das Wesentliche des bedeutsamen Vorganges sehen konnte, und daß eine Widerlegung Cuvier's, selbst wenn sie damals schon möglich gewesen wäre, Goethe gar nicht als Aufgabe gelten lassen konnte, da er ausdrücklich die Tatsachen gar nicht als Problem bezeichnet, sondern eben die Methode der Vergleichung. Darin — wie es schon R. Virchow erkannt hat und wie es Kohlbrugge dauernd übersieht — liegt das, was Goethe und Geoffroy eint. Darum verschlägt es auch gar nichts, daß Goethe auf die Frage des Vitalismus sowenig, wie auf die der Descendenz eingeht. Beide Fragen betreffen die Naturerklärung, die Goethe niemals getrieben hat; für ihn, dem Beschreiben der Beziehungsverhältnisse und bis zum Anschauen der lebendigen Gestalt Hindurchdringen alleinige Aufgabe war, spielten die Kräfte, die den Erscheinungen zugrunde lagen, überhaupt keine Rolle. Überdies gehörte die Diskussion zwischen Geoffroy und Virey über den Vitalismus gar nicht mehr in den Kampf zwischen Geoffroy und Cuvier hinein.

Heben wir nun einige uns besonders wichtig erscheinende Stellen der Goethe'schen Berichte hervor, so ist zunächst zu bemerken, daß seine Bemerkung über den 19. Juli, die uns in dem Gespräch mit Soret überrascht, doch ihre guten Gründe hat. Wenn er in dem berühmten Gespräch grade dieses Datum hervorhebt, so könnte das angesichts des Gegenstandes jener Verhandlungen auffallen. In der Tat sagt Kohlbrugge (S. 102 Anm. 45) auch, es sei unbegreiflich, warum Goethe die Sitzung des 19. Juli so wichtig gefunden habe. Es liege wohl ein Irrtum im Datum vor. In Wirklichkeit liegt die Sache aber ganz klar und zeigt, wie tief Goethe in den Seelen der Menschen las. Goethe hatte die Geoffroy'sche Schrift am 20. Juli erhalten und sie demnach wohl bis Ende des Monats gelesen. So stand ihm das Bild der Verhältnisse vor Augen, als er im Journal des Débats vom 20. Juli, das inzwischen nach Weimar gekommen war, von Cuvier's Beschwerde am 19. Juli las. Konnte er anders, als in Cuvier's Protest gegen Arago einen Nachhall der Erregung erblicken? Erblickt nicht

grade Kohlbrugge in Geoffroy's Einspruch gegen Cuvier's Protest am 12. Juli ein Symptom der Gereiztheit Geoffroy's? Goethe aber wendet die Sache ins allgemeine, indem er sagt (l. c. p. 211): „Wenn wir den Weltlauf mit Sorgfalt betrachten, so erfahren wir, daß alle öffentlichen Verhandlungen, sie mögen religiös, politisch oder wissenschaftlich sein, früher oder später durchaus formell werden." Er erblickt also in der Geschäftsordnungsdebatte am 19. Juli den Beweis dafür, daß die Kluft zwischen den zwei gelehrten Parteien so tief, das Feuer des Kampfes so heiß geworden war, daß nun auch die alt geheiligten formalen Traditionen der Akademie nicht mehr standhielten. Cuvier's Gereiztheit entging Goethe ebenfalls nicht. Denn er hebt hervor, daß Cuvier sich über die Unvollständigkeit des eben vorgetragenen Resumés beklagt habe. Die Berechtigung dieser Darstellung liegt auf der Hand. Denn wenn Cuvier darüber klagt, daß man binnen 8 Tagen keinen erschöpfenden Bericht über einen Vortrag liefern könne, so spricht er durchaus pro domo; war doch eben grade er der Vortragende der vorhergehenden Sitzung gewesen.

Sehr klar übersieht Goethe die Inkommensurabilität zwischen dem Anlaß und der späteren Wendung des Streites. Er sieht darin „ein merkwürdiges Beispiel, welchen großen Schaden es bringe, wenn der Streit um höhere Ansichten bei Einzelheiten zur Sprache kommt" (p. 218). Vorher (p. 175) sagt er, der erste Anlaß zu dem Streit sei unglücklicherweise ganz spezieller Art gewesen und habe die Angelegenheit auf Wege geleitet, wo sie von einer grenzenlosen Verwirrung bedroht werde, indem die wissenschaftlichen Punkte, die zur Sprache kommen, an und für sich weder ein bedeutendes Interesse erregen, noch dem größten Teil des Publikums klar werden können: daher es denn wohl verdienstlich sein müßte, den Streit auf seine ersten Elemente zurückzuführen.

Goethe hebt ferner die beiden Verdienste Geoffroy's ganz klar hervor, daß er nämlich durch sein „Gesetz der Konnexionen" verborgene Teile zu entdecken in der Lage sei (l. c. p. 205) und daß ihm das „Gesetz der Kompensationen" einen klaren Einblick in Abweichungen und Ähnlichkeiten der Organismen gewähre. Ebenso ist sich Goethe aber auch über das Unvermögen der französischen Sprache klar, diese tiefen Gedanken deutlich in Worte zu fassen, da „matériaux", „composition", „embranchement", „plan" Worte seien, die nur handwerksmäßige Deutung zuließen, während es sich doch um Geistiges handele, dem jene Worte durchaus widerstrebten (p. 208, 209). Goethe hält sie für eine Erbschaft „jener Epoche, wo die Nation dem Sensualism hingegeben war, gewohnt, sich materieller, mechanischer, atomistischer Ausdrücke zu bedienen: da denn der forterbende Sprachgebrauch zwar im gemeinen Dialog hinreicht, so-

bald aber die Unterhaltung sich ins Geistige erhebt, den höheren Ansichten vorzüglicher Männer offenbar widerstrebt" (vgl. auch bei Eckermann III. Teil, Gespräch vom 20. Juni 1831: „Geoffroy de St.-Hilaire ist ein Mensch, der wirklich in das geistige Walten und Schaffen der Natur eine hohe Einsicht hat: allein seine französische Sprache, insofern er sich herkömmlicher Ausdrücke zu bedienen gezwungen ist, läßt ihn durchaus im Stich").

Am bedeutsamsten aber ist es, was Goethe über den tiefinnersten Anlaß des ganzen Vorganges sagt und, so bekannt seine Worte auch geworden sind, so erwünscht ist es, sie sich doch an dieser Stelle wieder zu vergegenwärtigen, weil sie nicht nur die damaligen Geschehnisse eigentlich ursächlich erklären, sondern auch auf das Wesen späterer, ähnlicher Verwicklungen helles Licht werfen. „Hier sind, sagt er (p. 169), zwei verschiedene Denkweisen im Spiel, welche sich im menschlichen Geschlecht meistens getrennt und dergestalt verteilt finden, daß sie wie überall, so auch im Wissenschaftlichen schwer zusammen verbunden angetroffen werden und, wie sie getrennt sind, sich nicht wohl vereinigen mögen. Ja es geht so weit, daß wenn ein Teil von dem andern auch etwas nutzen kann, er es doch gewissermaßen widerwillig aufnimmt. Haben wir die Geschichte der Wissenschaften und eine eigene lange Erfahrung vor Augen, so möchte man befürchten, die menschliche Natur werde sich von diesem Zwiespalt kaum jemals retten können". Und weiter (p. 171): „Schon oft ist in der Wissenschaft dieser Antagonismus hervorgetreten, und es muß sich das Phänomen immer wieder erneuern, da, wie wir eben gesehen, die Elemente hiezu sich immer getrennt nebeneinander fortbilden und, wo sie sich berühren, jederzeit eine Explosion verursachen."

Es wäre zuviel gesagt, wenn wir behaupten wollten, daß Goethe ausschließlich auf Geoffroy'schem Standpunkte stand. Gar wohl hat Goethe auch aristotelisch, nicht nur platonisch gedacht. Schon Schütz hatte Goethe neben Aristoteles und Plato gestellt (Abt. II Bd. VI, S. 211/212). Er selbst nennt (Bd. XI, S. 151) Plato und Aristoteles als diejenigen, denen sich geistig anzunähern am freudigsten empfunden werde. Und während alle Welt die beiden griechischen Philosophen nur als Gegensätze betrachten konnte, hegte Goethe für beider Leistungen, beider Gedankenwelt Teilnahme, weil seine Denkungsart platonisch und aristotelisch zugleich ist (XI, 151). Aber wir werden nicht irren, wenn wir eine tiefe Sympathie für Geoffroy bei ihm annehmen, die sich grade beim Studium der „Philosophie zoologique" hell entzünden mußte. Fand er doch darin, ganz abgesehen von der, auch von ihm selbst gepflegten Methode, zahlreiche Einzelheiten, die ihm aus der Seele gesprochen waren. So p. 91 „par ce qu'en décide la susceptibilité

des qualités naturelles des esprits, dont les uns s'appliquent de préférence à l'étendue superficielle des choses (..und gewinnt sich eine Herrschaft über eine unermeßliche Breite" l. c. p. 168) et les autres à les connaitre en profondeur. Es ist gewiß der Anlaß zu seiner eigenen Darstellung auf S. 168/69 gewesen, die wie eine Ausführung jenes Gedankens erscheint. Ebenso, wenn Geoffroy (S. 105) von den „Augen des Geistes" spricht (ceci n'est pas seulement un point de théorie sensible à la vue de l'esprit . . .) oder wenn er (p. 115ff.) sich auf die Rose und die Umbildungen eines Elementes in Blumenblätter oder Staubfäden bezieht, mußte er auf nahe verwandte Anschauungen bei Goethe treffen. Soviel über Goethe's Urteil in dem Streitfall. Neben dem seinigen fällt das Johannes Müller's ins Gewicht (1834, p. 2ff.).

Sein Standpunkt ist höchst merkwürdig und unterscheidet sich ebenso sehr von dem, Geoffroy's Methode allein würdigenden Goethe's, wie von dem Geoffroy's phantastische Ideen einseitig verurteilenden K. Ernst v. Baers. Joh. Müller tadelt an Geoffroy (den er als „den berühmten" mit Recht bezeichnet), „daß er trotz allem Talent, Geist und Verdienste, sich oft und stark geirrt hat". Und das deswegen, weil „die Analyse der Fakta von einer beständigen exakten, logischen Operation des Geistes abhängt", die Cuvier geübt, Geoffroy vernachlässigt habe. Gleichwohl warnt er davor anzunehmen, daß Cuvier's Kritik der Geoffroy'schen Methode mehr bedeute als eine Kritik des Mißbrauchs dieser Methodik, die tatsächlich „in Deutschland und Frankreich oft unfruchtbare Spekulationen hervorgebracht" habe. Offenbar ringt in Joh. Müller's großem Geiste das Streben nach Vereinheitlichung der Mannigfaltigkeit in der Organisation nach Klarheit, einer Klarheit, die er damals nur ahnen konnte. Wir könnten das aus seiner Besprechung des Akademiestreites entnehmen, selbst wenn wir nicht ein weiteres, allerdings aus späterer Zeit stammendes Zeugnis darüber hätten. Gegenbaur erzählt nämlich (Erlebtes und Erstrebtes), daß er bei seinem Besuche im Jahre 1851 Johannes Müller mit Problemen beschäftigt gefunden habe, „die ihn sogar peinigten". Sie kamen, sagt Gegenbaur, aus derselben Quelle, wie später die Entstehung der Arten aus dem Kampfe des Daseins". Aus R. Virchow's Gedächtnisrede auf Joh. Müller wissen wir auch, daß sich Gegenbaur's Bemerkung auf Joh. Müller's Studien über den Generationswechsel und die von ihm vermutete „Generatio spontanea in utero heterogeneo" beziehen muß. Jedenfalls sind es die ihm schon im Jahre 1834 vorliegenden Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie, die ihn davor bewahren, Geoffroy's Methode selbst kurzerhand zu verurteilen. Ja er sagt, daß es eigentlich gar nicht nötig sei, eine solche

„Theorie der Anatomie" überhaupt noch zu erfinden; werde sie doch durch die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte unmittelbar an die Hand gegeben.

„Diese Richtung, welche Einige auch die philosophische Methode genannt haben, war nach so großen Entdeckungen in der Entwicklungsgeschichte unausbleiblich. Denn, da uns diese die naturgemäße Formation der Organe aus einer mit produktiven Kräften versehenen Materie, oder die beständige Entwicklung des Besondern aus einem Ganzen zeigt, welches die besonderen Teile nicht präformiert, sondern nur die Kraft zu ihrer Erzeugung enthält, so ist gleichsam die Theorie der Anatomie gefunden, welche in unfruchtbaren Spekulationen nicht erst gesucht zu werden braucht. Verdienstvolle Männer, welche dem philosophierenden Geiste die Fähigkeit absprachen, in die Geheimnisse der Natur einzudringen, müssen zuletzt im Stillen gewahren, daß die Natur selbst in der Entwicklungsgeschichte den Plan ihrer gedankenreichen Operationen an den Tag legt und daß die Fortschritte der Beobachtung in diesen Fällen selbst zum Teil eine Arbeit des denkenden Geistes sind."

Enthalten diese letzten Worte tatsächlich eine Verurteilung alles planlosen, rein deskriptiven Verfahrens, indem sie besagen, daß auch neue wertvolle Beobachtungen vorzugsweise durch konsequentes Denken vorbereitet würden, so richten sich weitere Ausführungen deutlich genug gegen Cuvier selbst. „Es ist gewiß nicht zu leugnen, daß die Natur bei jeder großen Abteilung des Tierreiches von einem gewissen Plane der Schöpfung und Zusammensetzung aus teils verschiedenen, teils analogen Teilen nicht abweicht, daß dieser Plan allen Wirbeltieren zugrunde liegt, daß sie sich Reduktionen und Erweiterungen der Zahl nur nach der individuellen Natur der einzelnen Geschöpfe ausnahmsweise erlaubt." Zwar dehnt Müller seine Annahme nicht auf Wirbeltiere und Wirbellose aus und scheinen könnte es demnach, als sei von den „Bauplänen" die Rede, die auch Cuvier gelten ließ. Aber grade das Wesentliche, daß diese „Pläne" mehr sind, als eine Summe fester systematischer Merkmale, daß es sich um die Wiederkehr der gleichen anatomischen Elemente unter verschiedener Verwendung und Modifikation handele, die der Hauptsache nach konstante Zahl der Elemente, kurz das morphologische, nicht funktionelle Vergleichen — das alles hatte Cuvier in den Akademiedebatten gradeswegs geleugnet, ja durch Proklamation des Prinzipes, die Natur könne alles, entsprechend den Bedürfnissen der Geschöpfe beliebig produzieren und sei nicht in Fesseln eines „Planes" geschlagen, gradezu völlig abgewiesen.

So hätte Geoffroy wohl gegen Joh. Müller's Kritik schwerlich etwas Wesentliches einzuwenden haben können, während Cuvier nicht in allen Stücken seinen Standpunkt darin anerkannt gesehen haben würde. Wie Johannes Müller, so trat schließlich noch ein anderer großer Morphologe für Geoffroy ein. Richard Owen (1848) ist ja der erste, der den Begriff der Homo-

logie festgelegt hat. Hierin knüpft er (p. 5) ausdrücklich an Geoffroy St.-Hilaire an, obwohl er auch ihm vorwirft, die beiden Arten der Ähnlichkeit (Similitudo und Identitas), nicht streng geschieden zu haben. Wie Geoffroy legt auch Owen (p. 5) auf „forms, proportions, functions" und "substance" der Teile keinen Wert, ebensowenig auf gleiche oder ähnliche Entwicklung. Vielmehr ist ihm, wie Geoffroy, das Entscheidende die „relative position and connection of the parts, . . . independently of form, proportion, substance, function and similarity of development". Owen wendet gegen Cuvier's Betrachtungsweise der Respirationsorgane ein, man wisse bei ihm nicht, ob er das Kiemenskelett der Fische nur funktionell den Knorpeln der Respirationswege der luftatmenden Tiere vergleiche, oder auch anatomisch in beiden Modifikationen des gleichen Elementes erblicke. Letzteres ist seine (Owen's) Ansicht und er bezieht sich dabei auf Geoffroy, den er hier den „deeper thinking" nennt, und seine „Philosophie anatomique", wo (p. 205) die Entscheidung klar im Sinne rein anatomischer Vergleichbarkeit getroffen sei. Auch an späterer Stelle (p. 72/73) stellte er sich ausdrücklich auf Geoffroy's und Goethe's Seite, gegen alle die, einschließlich Cuvier's, polemisierend, die die Gleichheit oder Ähnlichkeit der Elemente teleologisch zu erklären sich bestrebten. Unter diesen Umständen ist es mir auch hierin nicht möglich, den Standpunkt Kohlbrugge's als berechtigt anzusehen, ja ihn hier auch nur zu verstehen, wenn er S. 111 Anm. 116 Owen den Fortsetzer und Vollender der Cuvier'schen Typenlehre nennt. Er sagt: „Zwar schwankten denn noch die Meinungen, bis Cuvier's Schüler Owen die Sache seines Meisters zum endgültigen Siege führte. Er knüpfte ausdrücklich an den berühmten Streit an und gab seine Lehre der Analogien und Homologien, die heute noch eben so fest dasteht, als die Typenlehre Cuvier's." — Als Quellen führt Kohlbrugge Owen's Hunterion Lectures vom Jahre 1843 und eine spätere (1855) Ausgabe Umarbeitung oder Erweiterung des mir vorliegenden „On the Archetype and Homologies of the vertebrate Skeleton" vom Jahre 1848 an. Beide waren mir leider nicht zugänglich, doch erscheint es ganz unmöglich, daß Owen 1843 und 1855 so grundsätzlich anders, als 1848 geurteilt haben sollte. Tatsache ist, daß er 1848 nicht auf Cuvier's sondern auf Goethe's, Oken's und Geoffroy's Standpunkt stand, und daß er grade die von Cuvier verpönten Studien der Vergleichung zwischen Schädelknochen und Wirbelbestandteilen betrieb. Schon das Wort „Archetype" fehlt im Sprachschatze Cuvier's überhaupt und gar die zeichnerische Rekonstruktion dieses „Urwirbeltierskelettes" hätte auf Beifall bei Cuvier nicht zu rechnen gehabt. Die Behauptung, daß Owen's Homologielehre heute ebenso fest dastehe, wie Cuvier's

Typenlehre ist in zwiefacher Hinsicht anfechtbar; denn einmal steht Owen's Homologielehre heute — leider! — keineswegs mehr offiziell fest, seitdem man sich gewöhnt hat, die Homologien auf gleiche Abstammung, nicht aber auf gleiche Lagebeziehung zu begründen; sodann aber steht Cuvier's Typenlehre doch nur insofern fest, als sie in der Systematik Ausdruck gefunden hat, während grade über ihn und seine Vorstellungen hinaus die Vereinheitlichung auch größerer Tierstämme angestrebt und auch mit Erfolg gefunden wird. — So werden Wirbeltieren und Tunikaten durchaus im Gegensatz zu Cuvier Grundzüge eines gemeinsamen Planes zuerkannt, nicht nur in der Chordaanlage, sondern auch in Anlage des Gehirnauges und der Hypobronchialrinne. Entfernte Übereinstimmungen verbinden hier in der Tat Wirbeltiere und Wirbellose, und zwar, wenn man auch auf Segmentierung und Coelombildung eingehen wollte, in sehr ausgedehntem Maße. So hat weder Cuvier noch v. Baer in diesem Stücke Recht behalten und die Geschichte wird gerde dem damals scheinbar „besiegten" Geoffray zuerkennen müssen, daß er „auf der rechten Spur" gewesen sei.

Von den bei Kohlbrugge erwähnten Schriften über den Akademiestreit (p. 109) hätte ich gern die von Flourens (1865) und Huxley (1854) kennengelernt, doch war es mir nicht möglich, sie zu erhalten.

Ähnlich wie in der Beurteilung Goethe's bis zum Jahre 1866 die Descendenzlehre keine Rolle gespielt hat, so auch hier. Auch hier hat keiner der zahlreichen Beurteiler gefunden, daß es sich in dem Streit um Fragen der Descendenztheorie gehandelt habe. Erst Haeckel hat dann in seiner generellen Morphologie nicht nur in Goethe den Verfechter darwinistischer Prinzipien erblickt, sondern auch in diesen selben Prinzipien den Gegenstand des Akademiestreites gesehen. Beides geht insofern Hand in Hand, als grade in Goethe's Parteinahme für Geoffroy der Beweis für seine, der Descendenztheorie günstige wissenschaftliche Überzeugung gesehen wird (vgl. u. a. Anthropog. 6. Aufl. 1. Bd. S. 92). Haeckel's Darstellung ist seitdem maßgebend geblieben und ist in alle historischen Abschnitte, Einleitungen u. s. w. unserer Lehrbücher und populären Schriften übergegangen (z. B. Weismann, R. Hertwig, Dacqué u. v. a.). Auch in den mündlichen Einleitungen zu Vorlesungen über die Descendenzlehre gilt der Akademiestreit als einer der Wendepunkte in der Geschichte der Naturwissenschaft, an dem zum ersten Male ein fernes Ziel undeutlich auftaucht. Wir haben nun gezeigt, daß der Gegenstand des Streites nicht die Descendenztheorie, sondern die Methodik der vergleichenden Anatomie gewesen ist. Insofern wird jene Auffassung den Tatsachen nicht

ganz gerecht. Wenn Haeckel (1874, p. 78) schreibt: „Geoffroy ... vertrat die natürliche Entwicklungstheorie und die einheitliche (monistische) Naturauffassung. Er behauptete die Veränderlichkeit der organischen Spezies, die gemeinschaftliche Abstammung der einzelnen Arten von gemeinsamen Stammformen und die Einheit der Organisation, oder die Einheit des Bauplanes, wie man sich damals ausdrückte“ ... so ist klar, daß selbst die nicht im Akademiestreit vorgetragene, erst im Jahre 1831 publizierte Abhandlung Geoffroy's auch nicht im Entferntesten so weit geht, wie Haeckel es aus Geoffroy's Auftreten im Jahre 1830 entnommen hat. Aber selbst wenn wir das zugeben wollten, könnten wir nicht dahin gelangen, Geoffroy als Verteidiger der später von Darwin gelehrten monophyletischen Descendenz anzusehen, wie es überhaupt mißlich ist, die Gedanken einer späteren Zeit in die Weltanschauung früherer Geschlechter hineinzuinterpretieren. Das im ersten Abschnitt dieser Untersuchung Ausgeführte und die im zweiten Abschnitt gegebenen Zitate der Verhandlungen selbst werden dartun, daß es sich empfiehlt, die Bedeutung des großen Konfliktes nicht vorzugsweis auf descendenztheoretischem Gebiete zu suchen.

Das schließt nun nicht aus, daß, sich auch in der darwinistischen Nachwelt, wie es Goethe prophezeit hat, „das Phänomen immer wieder erneuert“. Da die Elemente zu diesem in der Wissenschaft hervortretenden Antagonismus „sich immer getrennt nebeneinander fortbilden und wo sie sich berühren, jederzeit eine Explosion verursachen“ — da ferner der Darwinismus geistig und praktisch das Erbe der idealistisch-formalen Periode angetreten hat — so sind ohne weiteres manche Wiederholungen jenes Streites zu erwarten. Streit ist aber der Vater des Fortschrittes auch in der Wissenschaft und insofern ist der Akademiestreit mehr als ein historisches Faktum: er ist das Morgenleuchten eines neuen Tages der Wissenschaft überhaupt, der erste einer ganzen Reihe schwerwiegender und im Grunde unauflösbarer Konflikte, die aber grade dadurch, daß sie existieren, die ganze Fülle der Wissenschaft, die ganze Tiefe ihrer Probleme enthüllen. Wir glauben uns durchaus im Rahmen unseres Themas zu halten, wenn wir diesen Fragen zum Schluß noch nachgehen, gleichsam als Exkurs zu dem Leitgedanken: Akademiestreit und Nachwelt.

Hier wird nun zunächst auf ein Verhältnis hinzuweisen sein, das auffälligerweise viel zu wenig beachtet worden ist und wird. Das, was neu am Darwinismus war, hatte sich zwar zu Anfang des Jahrhunderts in Lamarck angedeutet; die Frage nach der Veränderlichkeit der Arten brannte zwar den größten Geistern, aber immer nur als Problem, in der Seele, wurde von vielen als gesicherte Tatsache,

von andern als Vermutung betrachtet. Die spätere, unerwartete Lösung war aber trotzdem nicht vorbereitet. Daß mit einem Schlage nun die Genese und der Transformismus das leitende Prinzip der vergleichenden Anatomie wurde, war in der Tat etwas unvorbereitet Neues. Während es für Geoffroy nur darauf angekommen war, die Ähnlichkeiten festzustellen, wollte der Darwinismus sie ursächlich erklären; und während Geoffroy die Ähnlichkeiten für alle Organe feststellen wollte, mußte sich der Darwinismus darauf beschränken, sie für Hauptorgane anzunehmen. Trotz dieser, vielleicht aber auch gerade wegen dieser unerhörten Neuheit, hat nun bei der Mehrzahl der Morphologen diese neue Betrachtungsweise die alte nicht völlig verdrängt und wenn wir die Probleme der vergleichenden Anatomie und ihre Behandlung während der letzten 50 Jahre betrachten, so gewahren wir mit Erstaunen, wie hier gleichsam eine ältere geologische Schicht nur durch dünne alluviale Bedeckungen verhüllt ist. Das darwinistisch-epigenetisch-transformistische Element wäre das „Alluvium" dieses Vergleiches. Alle wirklich großen, das Leben und die Weiterbildung der Morphologie berührenden Probleme sind nicht auf Darwinistischem sondern — sit venia verbo — Geoffroy'schem Boden gewachsen. Daß sie transformistisch gefaßt wurden, hat ihnen eher geschadet, sie jedenfalls nicht wesentlich vertieft; und der Widerstand gegen die Lösung, die sie erfahren haben, ging nicht vom Widerstande gegen den Transformismus selbst aus.

Daß auch dieser natürlich Gegenstand heftiger wissenschaftlicher Fehden gewesen ist, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Ist ja grade heute der Transformismus umstrittener als je, seitdem unter der Wirkung der Erfahrungen, die wir durch das Studium der Mendel'schen Regeln gemacht haben, die beiden Grundfragen: ändern sich die Arten überhaupt? und falls ja — wodurch? einer experimentellen Behandlung zugänglich geworden sind. So könnte es kommen, daß die Wissenschaft sich wieder anders wendete, daß die sogenannte „Genetik" uns zwänge, die darwinistischen Erklärungsprinzipien einzuschränken. Der Kampf für und wider den Darwinismus, besser Transformismus, ist mit jenem Akademiestreit daher nicht ohne weiteres zu vergleichen. Politische, ethische, soziale, religiöse Fragen haben sich mit ihm verbunden und haben die reine Frage nach der wissenschaftlichen Methode getrübt. So soll auch von einem der größten Konflikte hier nur durch eben diese Andeutung die Rede sein, wenngleich die Münchener Tagung der Naturforscher und Ärzte, auf der im Jahre 1877 Ernst Haeckel und Rudolf Virchow einander gegenübertraten, weder in der Zusammensetzung des Hörerkreises, noch im Charakter der beiden sich einander gegenüberstehenden großen Männer, noch

auch in der Wirkung des Vorganges mit den Ereignissen des Jahres 1831 zu vergleichen ist.

Die Konflikte, von denen hier die Rede sein soll, sind vielmehr grade solche, die, nachdem einmal die Methode der Homologienforschung erörtert worden war, stets wieder ausbrechen mußten, je nachdem der kombinierende, phantasiemächtige Forscher auf die Kritik des Sondernden, Scheidenden trifft. Auch in Werken der Wissenschaft gibt es wie in Werken der Kunst, eine Abhängigkeit „von Zeit und Raum“ [5]) infofern ewige Gedanken in der Art ihrer Einkleidung dem Geschmack und den Denkformen der Zeit in der sie erscheinen angepaßt sind und sein müssen. Sie treten in der vordarwinistischen Zeit als formale, in der darwinistischen als genetische Probleme auf und werden zweifellos in späteren Epochen bei unseren Nachkommen wieder in anderer Gestalt erscheinen. Wenn wir ihrer hier Erwähnung tun, so geschieht es, um die Lehren der Vergangenheit für unsere eigene Einsicht zu nutzen; um das Inkommensurable der sich an ihnen offenbarenden Lehren und Kritiken zu demonstrieren, mithin das Unfruchtbare eines Streites, wenn man von ihm mehr als bloße Klärung, wenn man eine Entscheidung erwartet.

In erster Linie ist es die wundervolle, ehrfurchtgebietende Gestalt des Mannes, der eigentlich der unsterbliche Schöpfer unserer vergleichenden Anatomie ist, Carl Gegenbaurs, auf den wir dabei unseren Blick zu richten haben. Für Gegenbaur hatte der Darwinismus nicht den Wert einer neuen Lehre. Er war (Erlebtes und Erstrebtes p. 97) davon nicht überrascht und hatte selbst schon lange, bevor Darwin's Werk erschienen war, den Gedanken des Transformismus ausgesprochen. Seine geistige Entwicklung war bereits im wesentlichen abgeschlossen, als er im Alter von 34 Jahren Darwin's Werk kennen lernte. Diese Entwicklung schloß aber, wie sich an vielen Stellen seiner Werke zeigen läßt (man vergleiche z. B. die in allen 7 Auflagen stehen gebliebene seltsame Stelle in seinem Lehrbuch der Anatomie, 7. Aufl. § 14 S. 35/36), die Überzeugung von der grundsätzlichen Bedeutung der Geoffroy'schen Methodik in sich. So ist er der wahre Fortsetzer dieser Methodik geworden, die er durch Erweiterung ihrer Anwendung auf die embryonalen Zustände erst zur vollen Leistungsfähigkeit gebracht hat.

Wie hierdurch das alte Schädelproblem gelöst worden ist, ist bekannt. Ein wesentlicher Widerstand gegen die Lösung hat sich nicht geltend gemacht, wohl deshalb, weil in ihr in ganz unvergleichlicher Weise beide Richtungen, die sich bekämpften, ihr

5) Vgl. die tiefsinnige Schrift Richard Wagner's, Das Publikum in Zeit und Raum. — Ges. Werke Bd. X.

Recht fanden, die, die im Schädel Wirbel vorfand, und die, die Schädelwirbel leugnen zu müssen glaubte. Oken und Goethe, Geoffroy und Owen hätten ihre „Gesichtswirbel" nicht aufrechterhalten können, Cuvier seine Bedenken gegen Schädelwirbel überhaupt aufgeben müssen.

Anders steht es mit der zweiten großen Theorie, die als Archipterygium-Theorie die Gleichwertigkeit von Extremitätengürteln und Visceralbögen behauptet und die Urflossen als umgebildete Radien distaler Kiemenbögen auffaßt. Die Geschichte dieser Theorie zeigt manche Ähnlichkeiten mit der Geschichte der älteren Schädeltheorien, wenngleich sie nicht „tumultuarisch ins Publikum drang", wie es Goethe von jener älteren Theorie erwähnt. Acht Jahre dauerte es, bis Gegenbaur im Anschluß an einen Fall von erblichem Mangel der pars acromialis claviculae (1864) durch mehr und mehr umfassende Untersuchungen dazu gelangte, im Jahre 1872 seine Theorie auszusprechen. Dann aber mußte sie mehrfach modifiziert werden. Jede neue Entdeckung legte die Notwendigkeit nahe, sie anders zu fassen. Von der Vorstellung einer einreihigen Urflosse ging sie aus; die Entdeckung der Ceratodusflosse führte zur Vorstellung des doppeltstrahligen Archipterygiums, die Kenntnis der Crossopterygierflossen hob überhaupt jede engere (Klaatsch) genetische Beziehung auf (vgl. auch meine eigene Unterstellung 1910). Dabei blieb die „Entstehung" der fünffingerigen Extremität gänzlich unerklärt und die Existenz der Beckengliedmaße bildete eine nicht geringe Schwierigkeit für die Vorstellung eines distalwärts verlagerten Visceralbogens. Die Theorie teilte denn auch das Schicksal Geoffroy'scher Theorien, obwohl sie, was die Exaktheit der Beweisführung anlangt, ihnen weit überlegen war.

Zu einem mündlichen Zusammenstoß hat dieser Konflikt nicht geführt und konnte es nach Gegenbaurs ganzer Natur nicht führen. Er betrachtete die Gegnerschaft als „das legitime Zeichen einer mächtigen Idee", schuf in der Stille und mied öffentliche Kontroversen. Um so mehr richtete sich gegen seine Theorie die literarische Bekämpfung. Grade das, was an ihr schwach und unbeweisbar war, wurde als Gegenargument benutzt. Carl Rabl war es vor allem, der hier gleichsam Cuvier's Rolle spielte und besonders die Strahlentheorie dadurch widerlegen wollte, daß er schematisch Gegenbaur's Bild von dem Achsenstrahl, der durch den Humerus, die Ulna und den kleinen Finger lief, durch zahlreiche ähnliche Schemata mit willkürlich gezogenen Radien variierte. So ist die Theorie heute kaum in allgemeinerer Gültigkeit und die Zukunft erst wird ihren Wert unter Umständen, die wir nicht übersehen können, erweisen müssen. Was wir aber heute schon sagen können, das ist,

daß es sich bei ihrer Konzeption nicht um ein Hirngespinnst, noch weniger um ein Ergebnis descendenz-theoretischer Spekulationen gehandelt hat. Die ersten Keime der Theorie liegen vielmehr schon in Owen's „Archetype", der in einer schematischen Figur seines Urskeletts den Humerus und das Femur als Radien auf distalen Bögen darstellt; sie liegen sogar schon in Äußerungen K. E. v. Baer's (1828, p. 184—192) und wollte man die Literatur der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts daraufhin durchforschen, so würde man außer den genannten Quellen vielleicht noch andere finden [6]). Aber jene zeigen bereits, daß sie aus denselben Vorstellungen von der Analogie und Konnexion geboren ist, wie die Geoffroy'schen Theorien. Gegenbaur geht von dem Gedanken aus und verleiht ihm auch oft nachdrücklich Ausdruck, daß die Extremitäten weder etwas dem Körper ursprünglich Fremdes gewesen, noch ihm zur Befriedigung eines Bedürfnisses, etwa aus Seitenfalten, hinzugewachsen seien, und daß sie bereits in seinen anfänglichen und typischen Elementen, wenn auch unter anderer Funktion, gegeben gewesen sein müßten. Auch die Beweisführung im einzelnen erfolgt im Geiste der Geoffroy'schen Methodik. Die Beziehungen des M. Trapezius zum Schultergürtel, die Lage der Radien zum Achsenstrahl, die Annahme, daß die Verbindung aller Teile gewahrt werde, aber durch Wachstum und Verschiebung ein anderes Verhältnis von Achsenstrahl zu Radien herbeigeführt werde, das alles hat mit dem Darwinismus so wenig zu tun, daß wir gradezu die Verknüpfung der Theorie mit der Abstammungslehre als das bezeichnen müssen, was ihre Schwäche bildet.

Nicht anders ist es einer anderen Theorie ergangen, die wir hinsichtlich der Kühnheit ihrer Konzeption mit Fug und Recht neben jene stellen können, wenn sie auch ein weniger umfassendes Problem als das der Homologie der Extremitäten zu erklären versucht. Es ist die Ableitung des Haarkleides der Säugetiere von Hautsinnesorganen der Amphibien. Fr. Maurer wird das Verdienst behalten, diese gedankenreiche Erklärung der Organisation des Haares zuerst ausgesprochen zu haben. Grade das Neuartige an ihr, die Tatsache, daß sie ein Problem da sah, wo andere keines erblickten, daß Maurer wie Geoffroy St.-Hilaire „die Ähnlichkeiten möglichst weit ausdehnen" wollte, macht seine Theorie

6) Sehr wichtig ist, was K. E. v. Baer l. c. p. 192 sagt: „Die Theorie der Kieferbildung würde uns mehr fern liegen, wenn sie nicht auf die Ansicht von der Bildung der Extremitäten zurückwirkte. Daß nämlich Kiefern und Extremitäten Modifikationen eines Grundtypus sind, ist augenscheinlich und es dürfte wohl jetzt nach Oken von den meisten Naturforschern anerkannt sein, welche nicht überhaupt die Grundlage eines allgemeinen Typus, aus welchem die Mannigfaltigkeit des Baues entwickelt ist, leugnen".

so bedeutsam. Es gibt schlechterdings keine andere Erklärung, die wie diese, alle Teile des Haares, Mark, Rinde, innere Wurzelscheide, äußere Wurzelscheide, Nervenverlauf, kurz den ganzen, an sich so unbegreiflichen Aufbau des Haares mit seinen Scheiden, aber auch die Anordnung und Stellung der Haare innerhalb des Haarkleides, seinen periodischen Wechsel verständlich macht. Auch hier sehen wir, daß der Kern der Theorie nicht der darwinistische Gedanke ist, daß vielmehr unbewußt die ältere Vorstellung von der konstanten Lage und der — hier auf die mikroskopischen Anatomie übertragenen — Analogie der Teile das Wesentliche ist. Grade wie Geoffroy an die unähnlichsten Organismen herantritt, sie vergleicht und dann nach Verbindungen sucht, — so werden hier Hautsinnesorgane der Tritonen und junge Haaranlagen der Säugetiere verglichen, die Ähnlichkeiten werden festgestellt, und hiernach der Vergleich ausgesprochen. Erst durch die Vorstellung des Transformismus empfängt die Frage ihre großen und kaum zu überwindenden Schwierigkeiten.

Der Widerstand, den die Theorie gefunden hat, ging aber von diesen Schwierigkeiten, wenn sie natürlich auch eine Rolle dabei spielte, nicht aus, sondern auch wieder von der entgegengesetzten wissenschaftlichen Grundüberzeugung, daß es der Natur möglich sei, für bestimmte Zwecke eine neue Organisation zu schaffen und daß es nicht erforderlich sei, von etwas Vorhandenem, Gegebenem auszugehen. So wird das Haarkleid ohne Anschlüsse an andere Organisationen aufgefaßt als eine der möglichen Modifikationen der verhornten Epidermis luftatmender Tiere, die als gleichwertig neben der Schuppen- oder Federnbildung stehe.

Ein außerordentlich lehrreiches Beispiel für die Konstanz des Problems bei veränderter äußerer Lage ist sodann die Geschichte der sogenannten Reichert'schen Theorie. Auch hier ist Geoffroy der Erste gewesen, der erklärte, die Gehörknöchelchen der Säugetiere seien nichts sui generis, sondern seien bereits in anderen Skelettelementen des Kopfes gegeben. In der Homologisierung (mit den Knochen des Operkularapparates) irrte er zwar, aber der Gedanke war richtig und Carus (1818) und Meckel (1821) konnten die wahre Bedeutung von Amboß (Carus) und Hammer (Meckel) dartun. Erst im Jahre 1837 wurde dann durch Reichert die ganze Sachlage geklärt und die Entstehung auch des Squamoso-dentalgelenkes festgestellt. Hiermit war, lange vor Darwin, die ganze Frage ein für allemal entschieden; Reichert und seine Zeit waren weit entfernt, daran zu glauben eine „Theorie" zu besitzen, die etwa die „Entstehung des Kiefergelenkes vor dem Quadrotoartikulargelenk" erklären sollte. Reichert hatte ja nichts anderes getan, als im Geoffroy'schen Sinne verglichen, freilich unter Ausdehnung dieser

Methode auf den Embryo. Dagegen war nun wenig zu sagen. Selbst ein Cuvier hätte diese Tatsache, die seinen Lehren schnurstracks zuwider lief, anerkennen müssen. In allen Lehrbüchern fand Reichert's Darstellung Aufnahme; sie wurde Allgemeinbesitz. Wer präparieren konnte, konnte sich überzeugen. Erst viel später trat Widerspruch auf, der aber nun ganz anders zu beurteilen ist, als die Konflikte in den beiden vorher erwähnten Fällen. Zwar gab es Forscher, die die Ansicht von Carus für irrig hielten und nach wie vor das Quadratum in Teilen des Schläfenbeins wieder zu finden glaubten. Der Hauptwiderstand erhob sich aber erst, als man die Sachlage genetisch-transformistisch wendete und nach Theorien suchte, das an sich unbestrittene Verhältnis darwinistisch zu erklären. Nun tauchten die Fragen nach der funktionellen Möglichkeit auf, ob Tiere gleichzeitig mit zwei Gelenken kauen könnten und wie das denkbar wäre? Die mannigfachsten Mechanismen wurden erdacht. Anderen galten diese Fragen für so wenig lösbar, daß sie die von Reichert gegebenen anatomischen Grundlagen für unrichtig erklärten und, wie man dann sagte, caenogenetisch, umdeuteten.

Nun zeigte sich das äußerst merkwürdige Verhältnis, daß — während der Widerstand gegen den darwinistischen Teil der Theorie mehr und mehr zunahm, die Verteidigung den älteren Geoffroy-Reichert'schen Teil stärker und stärker sicherte und daß er schließlich gegen jeden Angriff gewappnet war. Das Gesetz der Analogien und Konnexionen, verkörpert in den umwandelbar streng gesetzmäßigen Lagebeziehungen der Knochen, Muskeln, Sehnen, Gefäße und Nerven erwies sich auch lange nach dem Akademiestreit als durchaus zwingend. Ja, man ging weiter und versuchte, den knöchernen Ring des Paukenfells auf Bestandteile des Unterkieferskeletts — durchaus mit Erfolg (van Kampen) — zurückzuführen. Gewiß müssen solche Theorien auch genetischen Fassungen standhalten. Aber abgesehen von der prinzipiellen Frage, ob einstämmige oder vielstämmige Genese, liegt das Tadelnswerte in der voreiligen Verknüpfung, ehe die Homologien bis ins Letzte festgestellt sind. So wie die Dinge bisher lagen, türmten sich in der Kieferfrage bei jeder Verknüpfung unübersteigliche Schwierigkeiten auf, und daß noch manche Punkte durch exakte Vergleichung der Klärung bedurften, daß hierdurch erst die genetische Verknüpfung in richtige Bahnen verwiesen wird, anstatt daß sie, bis dahin wie ein Prokrustesbett die Homologien nach sich zu formen versucht hat, — das haben Untersuchungen der jüngsten Zeit ergeben, also auch hier die Überlegenheit der älteren Methode nachgewiesen.

Zu früh vorgenommene Verknüpfung muß bei genetischer Auffassung unbedingt in vielen Fällen zur Annahme einer Neubil-

dung führen, wo in Wirklichkeit nur eine Umbildung vorliegt. Die große Frage, ob Umbildung oder Neubildung die Organisation beherrscht, ist aber die entscheidende, wo die Wege weit auseinandergehen. Auf dem einen sehen wir Goethe, Geoffroy und ihre Zeit, auf dem anderen Cuvier; während von Späteren Gegenbaur jenes Erbteil älterer naturphilosophischer Vorstellungen mehr als die meisten bewahrt hat. Auch Rudolf Virchow, dessen Satz omnis cellula e cellula jede Spekulation über die Urzeugung abschnitt, gehört hierher und grade in der Frage der Urzeugung trat Gegenbaur, wie eine bedeutsame Stelle seiner vergleichenden Anatomie beweist (Bd. I S. 590), auf Virchow's Seite. Wir wollen mit der Erörterung des sich hier anschließenden wichtigen Verhältnisses zum Schlusse der in Aussicht genommenen Darstellung überhaupt gelangen, indem wir den Blick des Lesers in die dämmerige Tiefe schauen lassen, in der das Erkennbare versinkt, in der Forschung und Hypothese ununterscheidbar werden, aus der aber Fragen und Probleme auftauchen, um zu gegebener Zeit die Männer zu finden, die sie mit geeigneten Methoden herausheben und in das klare Licht des Tages stellen.

Die Frage der Urzeugung als Theorie hat Gegenbaur nie und nirgends behandelt. Sie scheint ihm als wissenschaftliche Frage nicht gegolten zu haben. Aber ihre Auswirkungen in der Histologie und Histogenese hat er verfolgt und hat den Ansichten von der „freien Entstehung" spezifischer Gewebselemente gegenüber seine Meinung, daß, wie Zelle nur von Zelle, so auch spezifisches Gewebe nur von spezifischem Gewebe entstehen könne, niemals unterdrückt. Die Ansicht, daß nicht alles da, wo es liege und sichtbar werde, auch entstanden sei, galt ihm als die vor allem wissenschaftliche und hierin ist er und andere, die seine Überzeugungen teilten, heftigen wissenschaftlichen Angriffen ausgesetzt gewesen; ja es haben hierin die literarischen und mündlichen Kämpfe oft eine ganz ungewöhnliche Schärfe angenommen. Es waren vor allem die Elemente des primären Skelettsystems, d. h. des Knorpelgewebes, für das Gegenbaur diese spezifische Herkunft betonte. Daß Knorpelgewebe, wenn es einmal da sei, die Matrix alles weiterhin entstehenden Knorpelgewebes sein müsse, galt ihm als Konsequenz der so überaus spezifischen Leistung und Einrichtung dieses Gewebes, und wir erkennen unschwer, wie der alte Gedanke vom Gesetz der Analogie und Verbindung auch hier, aber im neuen Gewande der Histologie und Histogenese, auftritt. Die weitere Konsequenz dieser Überzeugung war die Annahme einer „Wanderung" der zytologischen Elemente des Knorpelgewebes während der Entwicklung der Gewebe, und nur so konnte die Einheit der Vergleichung im Geoffroy'schen Sinne erhalten bleiben. Denn nur so konnten Skelettelemente wissenschaftlich

auf andere bezogen werden, während mangels solcher Kontinuität und bei der Annahme, daß Knorpel überall, wo es die Funktion erfordere, entstehen könne, die Vergleichung der Skelettelemente vielfach überhaupt unmöglich gemacht wird.

Diese entgegengesetzte Annahme, die im Grunde also doch das Auftreten des Knorpels von dem Zwecke abhängig macht, somit ganz im Sinne Cuvier's konzipiert ist, trat nun der Gegenbaur'schen entgegen und wiederum sehen wir die alten Gegner des Akademiestreites, sich mit ungleichen Waffen einander messend, gegenüber stehen. Denn darüber kann kein Zweifel bestehen: der Augenschein, das entwicklungsgeschichtliche Präparat zeigt nichts von einer solchen „Wanderung" der Knorpelanlagen, wenngleich die Präformation des Knorpelgewebes dennoch in sehr viel größerem Maße nachweisbar geworden ist, als man geglaubt hat (Braus). So hat die Histologie und Embryologie die Tatsachen für sich, die Überzeugung von der Kontinuität des Knorpelgewebes dagegen nur die Triftigkeit ihrer Gründe. Mit dieser kann aber heute so wenig zum Siege gelangt werden, wie es Geoffroy im Jahre 1830 konnte. Das vergessen die Anhänger auf beiden Seiten: die einen, daß ihnen weniger die Versicherung der Triftigkeit ihrer Überzeugungen, als vielmehr der Nachweis der ontogenetischen Präformation des Knorpelgewebes obliegt — die Gegner aber, daß sie eingedenk des Akademiestreites und seiner Geschichte, die Gründe des Gegners zu würdigen versuchen und darauf gefaßt sein müssen, durch feinere Methoden und Beobachtungen auch ihre Überzeugungen ins Wanken gebracht zu sehen.

Verwandt mit diesem Streite für und wider die Kontinuität des Knorpelgewebes sind dann die Diskussionen über die sogenannte „Herkunft der Sklerobla sten". Da die ältesten Hartsubstanzen bei Wirbeltieren im Integument liegen, entstand die Vorstellung, daß Schmelz und Knochen unmöglich zwei grundverschiedene Substanzen sein könnten und daß daher nicht nur die schmelzbildenden, sondern auch die knochenbildenden Zellen (Osteoblasten) dem Ectoderm entstammten. Auch hier klingt das Geoffroy'sche Thema an, wenngleich nicht ganz unverändert. Denn die Vorstellung, daß der Knochen dicht unter der Epidermis entstehen und der Schmelz von der Epidermis auf den jungen Knochen abgelagert werden könne, widerstreitet Geoffroy'schen Prinzipien an sich nicht. Aber die weitere Tatsache, daß der Knochen des Exoskeletts älter als der des Endoskeletts ist, führte dann auch hier zu der Vorstellung, daß die Osteoblasten an der Stelle, wo sie ihre osteoplastische Tätigkeit beginnen, nicht entstanden seien, sondern ihren Weg dahin durch Wanderungen gefunden hätten. Natürlich zeigt die Histologie und Histogenese stets nur Bindegewebszellen, die Knochen

zu bilden beginnen, niemals eine „Wanderung", geschweige denn eine Ablösung aus dem Ectoderm. Ganz ähnlich liegen die Dinge für das lymphoide Gewebe der Darmschleimhaut, das einige Forscher, überzeugt von der Einheit aller lymphoiden Bildungen in der Wand des Verdauungskanales, ganz vom Darmepithel ableiten möchten, so wie die Thymus vom Epithel des Vorderarms entsteht. Auch hier aber zeigt die Histologie nur Bindegewebszellen, die sich in Lymphzellen umbilden, wie sie auch nicht anders kann, als den Fettzellen reinen Bindegewebscharakter zuschreiben.

Würdigen wir das alles zusammenfassend, so erkennen wir den leitenden Gedanken der bei Gegenbaur und den in seinem Geiste Forschenden, aller Überzeugung zum Grunde liegt. Es ist der von der unverbrüchlichen Gesetzmäßigkeit und Kontinuität auch des embryologischen und histogenetischen Geschehens. Was Geoffroy für den ausgebildeten Organismus als richtig zu erkennen glaubte, das soll auch für den Embryo und seine frühesten Stadien gelten, es soll Gültigkeit haben auch im Reiche des Mikroskopischen. Die große Fortbildung, die der Homologiegedanke schon unmittelbar nach Geoffroy's Tode durch Reichert empfing, und die dann noch 1848 Owen ablehnte, daß nämlich neben Lage und Konnexion der Teile auch die gleiche Entwicklung für die Beurteilung der Homologie in Betracht komme, spielt hier mit hinein, ohne daß etwa sie allein nun das Charakteristische wäre. Es scheint im Gegenteil, daß diese Vorstellungen den Hauptwert auf die Kontinuität legen, die Erhaltung einer bestimmten mikroskopischen Lagebeziehung, daß also ein Teil, wenn er auch distinkt und verlagert auftritt, dennoch in Wirklichkeit den Zusammenhang mit dem Mutterboden nicht verloren hat, ihn jedenfalls durch Erblichkeit immer wieder erlangt. Der alte Geoffroy'sche Satz, daß ein Teil eher zerstört, als verlagert wird, hat in der Erkenntnis von der Kontinuität von Nerv und Muskel eine weittragende Bestätigung erhalten und die Durchbrechung, die der Satz durch die „Wanderungen" der Elemente des Skelett-, Fett- und lymphoiden Gewebes erleiden würde, wäre insofern nur scheinbar, als man sich ja vorstellt, daß Spuren des Weges, den die Elemente zurücklegen, erhalten bleiben, und es sich bei der „Wanderung" weniger um eine „Lokomotion" als eine allmähliche Verschiebung aller Elementarbestandteile des Körpers gegeneinander handeln soll.

Uns aber möge das, was uns die historische Betrachtung gelehrt hat, auch für die eigene Arbeit nutzbringend sein. Nicht in der Wiederholung des Vergangenen erschöpft sich die Gegenwart. Jede Zeit hat ihre eigenen wissenschaftlichen Kämpfe zu bestehen. Der Kern der Probleme bleibt, ihre Erscheinung wechselt; die Charaktere der

Forscher bleiben zwar, die Verhältnisse aber wechseln, an die sie herantreten. Alle Einzelheiten tragen zum Wachstum des Ganzen bei. Ohne Cuvier's Lebenswerk wäre auch das Geoffroy's nicht möglich gewesen, ohne Geoffroy's Irrtümer wiederum wäre Gegenbaur's Methode der Vergleichung nicht entstanden. Die Vergleichende Anatomie erfordert beiderlei Forschungsrichtungen. Keine ist absolut falsch, keine absolut richtig, und niemand kann etwas über den Ausgang heute herrschender methodologischer Kontroversen aussagen. Das entscheidet die Zukunft.

Würzburg, 9. Juni 1918.

Literatur.

1828. v. Baer, C. E., Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. I. Teil. Königsberg 1828.

1897. —, Lebensgeschichte Cuvier's. Herausg. v. L. Stieda. Archiv f. Anthropol. Bd. 24.

? Bardeleben, Goethe als Anatom. Nord und Süd. Bd. 74. Heft 220.

1849. Berthold, Am 28. August d. J. 100 nach der Geburt Goethes u. s. w. über seine Anatomia comparata vorgetragen. Göttingen, Vonderhoeck und Ruprecht.

1910. Bielschowsky, A., Goethe. Sein Leben und seine Werke. 20.—28. Aufl. München, C. H. Beck'sche Verlh. 1910—14.

1901. Bliedner, Goethe und die Urpflanze. Frankfurt.

1815. Blumenbach, Handbuch der Vergleichenden Anatomie. 2. verb u. verm. Aufl. Göttingen.

1766. Bonnet, Ch., Betrachtungen über die Natur. Deutsch von Titius. Leipzig.

1749. Buffon, Oevres complètes. Nouvelle édition. Paris 1825. — Die Ausgabe von 1749—1788, nach der meist zitiert wird, habe ich nicht erhalten können.

1812. Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles. I. Band.

1817. —, Le règne animal distribué d'après son organisation. Tome I. Paris.

1821. —, Recherche sur les ossements fossiles. Bd. I. Discour préliminaire. Nouvelle Edition. Paris.

1832. —, Eloge de M. de Lamarck (26. November 1832), p. I—XXXI). Memoires de l'Akademie royale des sciences. Tom. XIII.

1834. —, Histoire des progrès des sciences naturelles depuis 1789 jusqu'à ce jous. Tome 3e. Paris.

1795. Darwin, Erasmus. Zoonomie. oder Gesetze des organischen Lebens (in 5 Abteilungen). Deutsch von Brandis. 2. Abteilung. Hannover.

1912. Du Bois Reymond, Goethe und kein Ende. Rektoratsrede 1882. In. Reden II. Band. 2. Auflage. Leipzig.

1818. Geoffroy St.-Hilaire, Philosophie anatomique. Des organes respiratoires sons le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses. Avec. Figures de 116 nouvelles préparations d'anatomie. Paris.

1826. —, Über eine Wirbelsäule und ihre Rippen in den vielfüßigen Insekten (Annales des sciences physique) IV. Lief. Deutsch in Deutsches Archiv f. die Physiologie Bd. VI, p. 59—78.

1830. Geoffroy-St. Hilaire, Principes de Philosophie Zoologique. Paris.

1831. —, Sur le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales. Question interessant l'origine des espèces téleosauriens et successivemant celle des animaux de l'epoque actuelle. Mémoires de l'Akademie de Sciences. Bd. XII. Jahrgang des Bandes 1833.

1835. —, Études progressives d'un naturaliste. Paris.

? —, Artikel der „Biographie universelle ancienne et moderne" (Michaud) Tom. XVI.

1898. Gegenbaur, Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie Bd. I.

1901. —, Erlebtes und Erstrebtes. Leipzig, Engelmann.

1912. —, Gesammelte Abhandlungen. Hrsg. v. Fürbringer u. Bluntschli. Leipzig, Engelmann.

1893. Goethe, Naturwissenschaftliche Schriften (Goethe's Werke. Hrsg. im Auftrage der Großherzogin von Sachsen. II. Abteilung) Bd. VI, VII, VIII, XI, XII, XIII. Weimar.

—, Gespräche mit Eckermann. Hrsg. v. Geiger. Leipzig, Hesse's Verlag.

1885. Harpf, Schopenhauer und Goethe. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Schopenhauer'schen Philosophie. Philosophische Monatshefte. Bd. 21. S. 449—479.

1866. Haeckel, E., Generelle Morphologie. 2 Bde.

1874. —, Natürliche Schöpfungsgeschichte. 5. Auflage, Berlin.

1910. —, Anthropogenie. 2 Bde., 6. Aufl. Leipzig, Engelmann.

1917. —, Kristallseelen. Studien über das organische Leben. Berlin, Kröner.

1853. Helmholtz, Über Goethe's naturwissenschaftliche Arbeiten. Allgemeine Monatsschrift für Wissenschaft und Literatur.

1892. —, Goethe's Vorahnungen kommender naturw. Ideen. Rede gehalten in der Generalv. der Goetheges. Weimar 1892. Berlin, Paetel.

1911. Heidel, Antecedents of Greek corpuscular Theories. Harward Studies in classical philology. Vol. XXII.

1790. Kant, Kritik der Urteilskraft. Hrsg. und mit einer Einleitung versehen von Dr. Karl Vorländer. 3. Auflage. Leipzig, Dürrsche Buchhandlung.

1878. Kalischer, Goethe's Verhältnis zur Naturwissenschaft. Berlin.

1883. —, Goethe als Naturforscher und Herr Du Bois Reymond als sein Kritiker. Berlin, Hempel.

1913. Kohlbrugge, Historisch-kritische Studien über Goethe als Naturforscher, Würzburg, Kabitzsch.

1877. Kossmann, R., War Goethe ein Mitbegründer der Descendenztheorie? Eine Warnung vor E. Haeckels Zitaten. 2. vermehrter Abdruck. Heidelberg, Winter.

1809. Lamarck, Philosophie zoologique. Nouvelle édition par Charles Martius. 2 Bde., Paris 1873.

1886. Lewes, Goethe's Leben und Werke. Neu übersetzt und mit literarischen und kritischen Anmerkungen versehen von Dr. Paul Lippert. (Erschienen 1858.) Berlin, Jolowicz Verlag.

1910. Lubosch, Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena Fischer.

1918. —, Über Pander und d'Altons Vergleichende Osteologie der Säugetiere. Ein Kapitel aus der Naturphilosophie. Flora N. F., Bd. XI, Festband für E. Stahl.

1906. Magnus, Goethe als Naturforscher. Leipzig.

1821/1831. Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie in 5 Teilen. Halle.

1894. Meyer, Richard M., Goethe als Naturforscher. Euphorion Ztschr. f. Literaturgeschichte Bd. I. Sonderabdruck des Kapitels 33 der Goethebiographie.

1899. Möbius, Goethe als Botaniker. „Gartenwelt". Illustr. Wochenblatt für den ges. Gartenbau. Berlin W 35.

1834. Müller, Joh., Jahresbericht über die Fortschritte der anatomischen und philosophischen Wissenschaften. Meckels Archiv für Physiologie.

1848. Owen, On the Archetype and Homologies of the vertebrate skeleton.

1913. Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Auflage. Leipzig u. Berlin, Engelmann.

1912. Rauther, M., Über den Begriff der Verwandtschaft. Kritische und historische Betrachtung. Zool. Jahrb. Festschrift für Spengel.

1875. Sachs, Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860. München, Oldenburg 1875.

1798. Schelling, Von der Weltseele. Hamburg, Perthes.

1855. Schmidt, Oskar, Die Entwicklung der vergleichenden Anatomie.

1871. —, War Goethe ein Darwinianer? Graz.

1905. Schneider, Goethe's naturphilosophische Leitgedanken. Eine Einführung in die naturwissensch. Werke. Berlin, Gose u. Tetzlaff.

1917. Simmel, Goethe. 2. Auflage. Leipzig, Klinkhardt u. Biermann.

1915. Spemann, Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie. Allgemeine Biologie in: Kultur der Gegenwart. 3. Teil. S. 63 ff. Leipzig, Teubner.

1894. Steiner, Einleitung und Anmerkungen zu Goethe's naturwissensch. Arbeiten, gemäß den neuesten Veröffentlichungen des Goethearchivs. Sonderabdruck aus Berichten des freien Deutschen Hochstiftes.

1802. Treviranus, Biologie oder Philosophie der lebenden Natur. 6 Bände. Göttingen.

1786? Vicq d'Azyr, Oevres, recueillées et publiées avec des notes et un discours sur sa vie et ses ouvrages par Jacques L. Moreau. Tome IV (Zahl des Bandes auf dem gebundenen Exemplar V). Première section: Discours sur l'anatomie. Paris 1805.

1858. Virchow, R., Gedächtnisrede auf Joh. Müller.

1861. —, Goethe als Naturforscher und in besonderer Beziehung auf Schiller. Eine Rede nebst Erläuterungen. Berlin, Hirschwald.

1817. Voigt, F. S., Grundzüge der Naturgeschichte als Geschichte der Entstehung und weiteren Ausbildung der Naturkörper. Frankfurt a. M., Brönner.

1904. v. Wasielewsky, Goethe u. die Descendenztheorie. Frankfurt, Rütten u. Loenig.

1830/1831. Journal des Débats.

1830. Revue encyclopédique Bd. 45 (Janvier—Mars) u. 46 (Avril—Juin).

1830. Annales des sciences naturelles. Bd. 19.

Nachtrag zu: E. Wasmann, Zur Lebensweise von Pseudacteon formicarum

(Nr. 8, S. 317—329).

Nachdem meine Abhandlung bereits gedruckt war, erhielt ich von P. Herm. Schmitz dessen Arbeit „Die Phoriden von Holländisch Limburg“ (Jaarb. Natuurhist. Genootsch. Limburg 1917, p. 79—150) zugesandt. Auf S. 124 erwähnt er das häufige Vorkommen dieser Phoride in Limburg. Es sei hier bemerkt, daß er sie später ebenfalls daselbst fand, nachdem er durch mich auf ihr Vorkommen aufmerksam gemacht worden war.

Berichtigung

zu der Abhandlung: Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. Von San.-Rat Dr. Fritz Schanz, Augenarzt in Dresden.

(Nr. 7 dieses Bandes Seite 283—296)

sind folgende Fehler zu berichtigen:

1. Seite 286 u. 287 sind die Abbildungen in Fig. 2 u. 3 zu vertauschen, die Fußnoten sind richtig.
2. Die auf Seite 287 erwähnte Fig. 4 fehlt. Eine solche Abbildung findet sich in Schanz, Lichtreaktion der Eiweißkörper (Pflüger's Arch. Bd. 164. Taf. XV. Aufn. I).
3. In den auf Seite 288 als Fig. 4 bezeichneten Spektren liegen diejenigen der Quarzlampe in Abb. 2 verkehrt.
4. Auf Seite 289 ist mehrmals statt Struma „Stroma“ zu setzen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band | **November 1918** | **Nr. 11**

ausgegeben am 30. November

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: P. **Buchner**, Über totale Regeneration bei chilostomen Bryozoen. S. 457.
G. **Tischler**, Das Heterostylie-Problem. S. 461.
E. **Boecker**, Die geschlechtliche Fortpflanzung der deutschen Süßwasserpolypen. S. 479.
R. **Brun**, Nochmals die wissenschaftlichen Grundlagen der Ameisenpsychologie. S. 499.

Über totale Regeneration bei chilostomen Bryozoen.

Von **Paul Buchner**. München.

(Mit 5 Figuren.)

Bei den Bryozoen offenbart sich ein weitgehendes Regenerationsvermögen in der verschiedensten Weise. Schon lange kennt man die merkwürdige Neubildung des gesamten Polypids, die eintritt, nachdem der alte bis auf einen formlosen Rest rückgebildet wurde. Die Ursachen dieser Einschmelzung, die entweder wie eine mächtige Welle über große Teile der Kolonie hingeht oder einzelne Individuen betrifft, liegen allerdings noch völlig im unklaren. Auch über die Art und Weise, wie der Rückstand des alten Polypids nach Bildung des neuen entfernt wird, herrscht keine Einstimmigkeit.

Totale Regeneration ist uns vor allem von den entoprokten Bryozoen bekannt. Die Köpfchen der Pedizellinen fallen nicht selten ab und das Stielende liefert alsbald ein Regenerat. Ein ganz ähnlicher Vorgang ist recht häufig bei den Kolonien der Kreno-stomen, deren einzelne Individuen vielfach sehr hinfällig sind und vom Stolo aus ersetzt werden können. Bei chilostomen Bryozoen

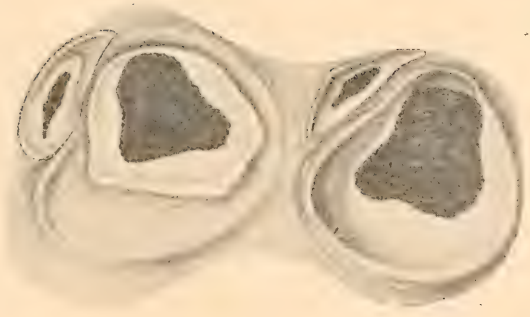
mit mehr oder weniger stark verkalkten Skeletten stößt die totale Regeneration dagegen auf Schwierigkeiten, denn diese bleiben ja auch nach dem Tode des betreffenden Individuums noch erhalten. Erst Levinsen[1]) hat 1907 darauf aufmerksam gemacht, daß auch hier eine totale Regeneration einsetzen kann und gezeigt, daß das neue Individuum dann im Skelett des alten — notgedrungen in etwas kleinerem Maßstab — auftritt. Am günstigsten liegen die Bedingungen für eine solche Regeneration offenbar bei den Formen, deren Oberfläche nur in geringem Maße verkalkt ist, vor allem bei *Membranipora*. Hier konnte Levinsen bei einer ganzen Reihe fast ausschließlich fossiler Formen den Vorgang nachweisen. Mit wenigen Ausnahmen waren die Regenerate im gleichen Sinne orientiert, wie das abgestorbene Individuum. Nur zweimal fand sich das Zoözium im umgekehrten Sinne in das alte eingebettet. Dies ist so zu erklären, daß im allgemeinen das hinten anschließende Tier zur Neubildung schreitet und die von ihm ausgehende Knospe in der Weise schon polar differenziert ist, wie sie es auch beim gewöhnlichen Wachstum der Kolonie in der Regel bekundet. Übernimmt ein anderes Nachbartier die Regeneration (es pflegte jedes Individuum von sechs anderen begrenzt zu sein und mit ihnen durch Poren in Verbindung zu stehen), so wird das neue Tier je nach der Orientierung der Knospe im umgekehrten Sinne, quer oder schräg zu liegen kommen müssen, da durch die Längsachse der Knospe auch die des jungen Tieres bereits festgelegt ist.

Levinsen hat weiterhin schon die Beobachtung gemacht, daß nicht nur gewöhnliche Zoözien wieder Zoözien regenerieren können, sondern auch Avicularien ihresgleichen und daß ferner heterogene Regenerationen vorkommen, bei denen in einem alten Zoözium ein Avicularium auftritt oder sogar — der seltenste Fall — das umgekehrte verwirklicht wird. Die Bildung von Avicularien in Zoözien ist nicht allzu auffällig, wenn man berücksichtigt, daß es sich in den beobachteten Fällen stets um Arten handelt, die sogenannte vikariierende Avicularien besitzen, welche also in der Architektur der Kolonie ohnedies die Stelle eines gewöhnlichen Zoöziums einnehmen und deshalb auch beim Wachstum der Kolonie in gleicher Weise von den seitlichen Wänden eines solchen gebildet werden. Auch daß Avicularien Zoözien durch Knospung hervorbringen, kommt vielfach typischerweise vor, so bei den Flustren. Nur darf man hierbei nicht an so hochentwickelte Avicularien denken, wie sie etwa *Bugula* besitzt, die keiner weiteren Vermehrung fähig sind.

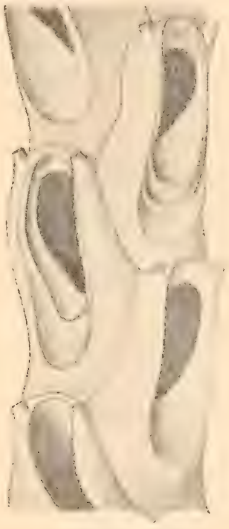
1) Sur la régénération total des Bryozoaires. Bull. Acad. roy. Sc. et lettres de Danemark. Année 1907, Nr. 4.

Unter Umständen kann doppelte Regeneration vorkommen, Levinsen fand einmal drei Avicularienskelette ineinander geschachtelt, und ein anderes Mal folgten zwei Zoözien und ein Avicularium aufeinander.

Bei der Bearbeitung japanischer Bryozoen der Sammlung Doflein sind mir ähnliche Regenerationsweisen, wie sie Levinsen beschrieben, wiederholt begegnet. Ein typisches Bild der Neubildung eines Zoöziums im Skelett eines anderen gibt die Fig. 1 von einer *Membranipora*: zur nicht verkalkten Frontalseite des linken Zoöziums schaut das entsprechend verkleinerte neue Tier heraus. *Canda tenuis* Macgill. zeigt, wie neben einfacher Regeneration auch eine zweimalige sich finden kann (Fig. 2, rechts oben). Außer solchen bestätigenden Befunden sind aber auch solche zu verzeichnen,



Figur 1.



Figur 2.

die die Levinsen'schen wesentlich ergänzen. Sie beziehen sich auf ein Objekt, dessen Vorderseite völlig verkalkt ist. In den beiden Fällen, die Levinsen unter gleichen Bedingungen fand, sah zur alten Öffnung eine neue verkleinerte heraus (*Cribrilina labiata* Lev., *Hippothoa spec.*), die Regeneration war also von dem hinten angrenzenden Individuum ausgegangen. Bei der in der Sagamibai sehr häufigen *Schizoporella cecilii* Aud. aber fand ich neben analogen Bildern (Fig. 3) auch solche, bei denen an Stelle des typischen Zoöziums ein Kenozoözium regeneriert wurde. Darunter versteht man Individuen, die von Anfang an keinen Polypid besitzen und deshalb auch die Bildung einer Öffnung im Skelett und eines Operkulums unterlassen. Solche Kenozoözien sind sehr verbreitet und können in der verschiedensten Weise im Aufbau der Kolonie ver-

wendet werden (als Stielglieder, Wurzelglieder, Schaltstücke, Randbefestigung u. dergl.) oder auch infolge einer Hemmungserscheinung auftreten (z. B. bei Platzmangel). Die alte Mundöffnung ist dann durch eine darunterliegende, in typischer Weise durchbohrte Platte verschlossen; sie kann völlig intakt sein oder etwas verletzt, wobei dann deutlich zu erkennen ist, daß dieses zweite Skelett sich überall unter dem ersten ausbreitet (Fig. 4).

Die Erklärung dieses gar nicht seltenen Vorkommens ist eine sehr einfache. Nur bei mangelhafter Verkalkung der Vorderseite findet bei seitlich oder vorne einsetzender Neubildung die für die Anlage des Polypids festgelegte Knospenregion genügend Raum zur Entfaltung. Bei völliger Verkalkung derselben aber muß es notwendig zu einer Entwicklungshemmung kommen, zur Regene-

Figur 3.

Figur 4.

Figur 5.

ration eines Kenozooëciums. Daß diese Deutung richtig ist, beweisen andere Bilder. Es ist von vorneherein klar, daß auch bei solchen ungünstigen Regenerationsrichtungen ein typisches Zooëcium dann gebildet werden kann, wenn das alte Skelett an der zur Entfaltung nötigen Stelle gewaltsam zerstört wurde; dann treten ja Bedingungen ein, die denen einer *Membranipora* analog sind. Tatsächlich fand sich das mehrfach verwirklicht und stets war dann an der Stellung der Mundöffnung deutlich zu erkennen, daß die Regeneration von der Seite oder von vorne ausgegangen war. Die alte Mundöffnung ist dann natürlich stets verschlossen (Fig. 5). Wahrscheinlich ist die Verletzung des Skelettes in diesen Fällen überhaupt die Todesursache des alten Tieres gewesen.

Die Levinsen'sche Auffassung wird also durch diese neuen Beobachtungen auf das schönste bestätigt. Die Regeneration toter Individuen liegt zweifellos im Interesse der Kolonie, die damit eine mögliche Einfallspforte schädigender Einflüsse verschließt; und diesem

Bedürfnis genügt auch die Neubildung eines Kenozoöziums. Immerhin stellt es einen gewissen Grad von Unzweckmäßigkeit dar, daß die Wachstumsrichtung der Knospen so starr festgelegt ist, daß diese nicht in der Lage sind, eine zur Polypidbildung geeignete Stelle aufzusuchen und deshalb statt eines Nährtieres ein Individuum erzielen, das von der Kolonie ernährt werden muß.

Histologische Untersuchungen über die totale Regeneration anzustellen, genügte mein Material nicht; es dürfte aber kaum auf sehr große Schwierigkeiten stoßen, es auf experimentellem Wege zu erzielen, wenn man einzelne Individuen der Kolonie zu verschiedenen Zeitpunkten mit einer feinen Nadel abtötet.

Mehrfach kommt es bei den Chilostomen vor, daß alte Tiere den Polypid rückbilden und die Öffnung mit einer Kalklamelle verschließen. Wir sind über diesen Vorgang, der eigentümlicherweise mit erneuter Knospungstätigkeit an diesen Stellen Hand in Hand gehen kann, noch sehr ungenügend unterrichtet, mit dem Verschluß durch Regeneration eines Kenozoöziums ist er aber unmöglich zu verwechseln.

Schizoporella cecilii bildet übrigens hie und da auch von Anfang an Kenozoözien, ohne daß die Ursache sich immer ermitteln ließe. Manchmal sind es sicher Kontaktreize, die beim Aufeinanderstoßen zweier Wachstumsrichtungen in einer Kolonie oder der Berührung zweier benachbarter Kolonien auf die noch unvollkommen entwickelten Knospen hemmend wirken, obwohl der zur Verfügung stehende Raum genügend wäre ein normales Tier zu bilden, manchmal lediglich Raummangel. Zusammenhänge, die sich ja auch an anderen Objekten beobachten lassen. Daneben aber kommen Fälle vor, wo solche Erklärungen versagen und man zu inneren Ursachen Zuflucht nehmen muß. Ich habe gefunden, daß eine solche Hemmung der Zoözienbildung am Rande einer Kolonie sich in verschiedenen Abstufungen neben einander finden kann. Es kamen da typische Kenozoözien neben solchen vor, die noch ein Rudiment des Sinus besaßen, ohne daß zu erkennen gewesen wäre, daß der übrige Teil der Mundöffnung erst sekundär verschlossen worden wäre und einem Individuum, das seine Öffnung durch eine dünne porentragende Platte nachträglich verschlossen hatte und nur den Sinus noch unverkalkt besaß. Solche Unterschiede werden sich dadurch erklären lassen, daß die hemmenden Reize auf verschieden weit entwickelte Zoözien gewirkt haben.

Das Heterostylie-Problem.

Von G. Tischler.

Durch die experimentellen Untersuchungen Darwin's (1862, 1865, 1877). Hildebrand's (1864, 1867) und anderer Forscher, wie durch die vergleichenden Studien über die Bestäubung ento-

mophiler Gewächse (H. Müller 1873, 1881. Knuth 1898—1905) war seit den 60iger und 70iger Jahren des vorigen Jahrhunderts die Erscheinung der Heterostylie so allgemein bekannt geworden und sie galt den Deszendenztheoretikern seither als ein so schönes Beispiel für allmähliche Entstehung eines Ökologismus, daß sie in alle Lehrbücher, vor allem freilich in der deutschen Literatur, übergegangen ist. Durch Kny's (1880) Wandtafeln, welche den Blüten-Dimorphismus von *Primula* und den -Trimorphismus von *Lythrum* so schön illustrierten, wurden diese beiden Gattungen zudem ein eiserner Bestand des Demonstrationsmaterials für alle einleitenden botanischen und allgemein-biologischen Vorlesungen. Darwinistisch wie Lamarckistisch orientierte Forscher zogen die eben genannten Pflanzen zur Stütze ihrer Theorien heran; die Darwinisten waren sich zunächst freilich noch durchaus bewußt, daß das Auftreten der Varianten selbst als unerklärt hinzunehmen sei und daß die Selektion höchstens den Grad der Heterostylie gesteigert haben könne, während die Lamarckisten von Anfang an die di- resp. trimorphe Ausbildung der Blüten in Beziehung zu zweckmäßig gerichteten Tendenzen seitens des Organismus brachten.

Kein Geringerer als v. Nägeli sagte (1884, p. 158): „Die beginnende Abneigung gegen Selbstbefruchtung bewirkte in den Idioplasmareihen eine Scheidung in zwei Anlagen und infolge der gegenseitigen Abstoßung eine Entfernung dieser Anlagen voneinander oder wenigstens eine Entfernung der entfalteten Organe."

Über die korrelative Zusammengehörigkeit der Filament-Verlängerung und der Griffel-Verkürzung wie über den umgekehrten Fall der Filament-Verkürzung und der Griffel-Verlängerung waren sich aber alle Deszendenztheoretiker einig, ja sie pflegten auch einige für *Primula* und *Lythrum* beschriebenen Sondererscheinungen entweder für alle Heterostylen zu verallgemeinern oder doch wenigstens in ihnen einen besonders hohen Grad von morphologischer „Anpassung" zu sehen: einer Vergrößerung der Pollenkörner sollte in derselben Blütenform eine Verkleinerung der Narbenpapillen wie einer Verkleinerung der Pollenkörner eine Vergrößerung der Narbenpapillen entsprechen. Zwar hatte schon Correns (1889) gewarnt, diese Äußerlichkeit als etwas wesentliches zu betrachten, aber die führenden Blütenbiologen nahmen kaum davon Notiz, zum mindesten ließen sie sich nicht auf die daraus zu ziehenden Konsequenzen ein. Und ein Forscher wie Gaston Bonnier (1878, 1884), der in allerdings zum Teil übertriebener Skepsis sich zu den morphologischen Anpassungen überhaupt kritisch stellte, wurde meist gar nicht mehr erwähnt.

Dazu kam noch, daß man seit dem Einsetzen der experimentellen Erblichkeitsforschung *Primula* und *Lythrum* auch auf ihre genotypische Zusammensetzung hin prüfte und dabei feststellte,

daß die sogenannte „langgrifflige" Form homozygotisch, die sogenannten „kurz- und mittelgriffligen" Formen homo- und heterozygotisch sind, somit idioplasmatisch bedingte Differenzen aufweisen (Bateson und Gregory 1905, Barlow 1913).

Gaston Bonnier hatte aber bereits darauf aufmerksam gemacht, und eingehende variationsstatistische Analysen von Gain (1906, 1907) zeigten dann neuerdings, daß der Grad der Heterostylie durchaus nichts genotypisch Bedingtes sei. Gain wies nämlich nach, daß bei *Primula* die zuletzt sich öffnenden kurzgriffligen Blüten im allgemeinen die Tendenz haben, ihre Heterostylie herabzusetzen, während sie bei den langgriffligen wesentlich verstärkt zu sein pflegt. Er fand für *Primula acaulis* brevistyl die Variationsbreite der Distanzen von Narbenkopf zur Anthere zwischen 2—11½ mm (mit dem arithmetischen Mittel 6,96). Für *Primula acaulis* longistyl zwischen 1—8½ mm (mit dem arithmetischen Mittel 5,07), für *Primula officinalis* brevistyl 3—11 mm (arithmetisches Mittel 7,22), longistyl 0 - 10 mm (arithmetisches Mittel 4,64).

Eigene Untersuchungen zeigten dann (Tischler 1918 b)[1]), wie auch während der Entwicklung der Blüte sich die Entfernung von der Narbe zum Antherenende, und damit der Grad der Heterostylie, sehr weitgehend verschiebt, und zwar auch während der Dauer des Stäubens, also zu der Zeit, in der der Pollen von einer Blüte auf eine andere übertragen werden kann. So waren z. B. in einem und demselben Blütenstand folgende Distanzunterschiede bei den stäubenden Blüten zu finden: (Die Pflanzen stammten von Wiesen unweit von Hohenheim.)

Für *Primula elatior* kurzgrifflig:
Ind. I. 2½, 3, 4, 4, 4½, 5 mm.
Ind. II. 5½, 6½, 7, 7, 7, 8, 8 mm.
Ind. III. 4, 5, 5½, 5½, 7, 7 mm.

Für *Primula elatior* langgrifflig:
Ind. I. 0, 3½, 4, 4, 4½ mm.
Ind. II. 2, 3, 4, 4, 4½ mm.
Ind. III. 4, 4½, 4½, 6, 7 mm.

Für *Primula officinalis* kurzgrifflig:
Ind. I. 3½, 4½ 5, 5, 5½, 5½, 5½ mm.
Ind. II. 2, 2, 2½, 3, 4, 6 mm.
Ind. III. 1½, 3, 3, 3½ mm.

Für *Primula officinalis* langgrifflig:
Ind. I. 1½, 1½, 2, 2½ mm.
Ind. II. 4, 5, 5½, 6 mm.
Ind. III. 4, 5, 5½, 6 mm.

1) Siehe auch die von uns (Tischler 1918b) eingehender besprochene Arbeit von Breitenbach (1880), sowie die kurzen hierher gehörigen Angaben bei Erréra (1905), auf die Herr College Bally mich noch freundlichst aufmerksam machte.

Kausalmechanisch sind diese starken Differenzen auf die Tatsache zurückzuführen, daß die Anlagen der Staub- und Kronblätter, wie wir seit Duchartre (1844) wissen, überall eng miteinander verknüpft sind. Betrachtet man die Frage rein onto- und nicht auch phylogenetisch, so könnte man mit Pfeffer (1869) die Corollarlappen selbst als Auswüchse der Staminalhöcker ansehen. Alle Faktoren, die auf die Längenausdehnung des Corollartubus unterhalb der Insertion des Stamina von Einfluß sind, müssen demgemäß auch auf deren Orientierungshöhe entscheidend einwirken.

Die Blütenökologen betonten aber stets bei der Zweckmäßigkeitsbeurteilung der Blüteneinrichtung, daß gerade ein und dieselbe Stelle des Insektenkörpers mit dem Pollen der einen Form gepudert und von der entsprechenden Narbe einer anderen Form berührt werden müßte.

Für *Lythrum Salicaria* waren die Abstände bei gerade gestreckten Filamenten zwischen dem Staubblattende und der Narbe viel regelmäßiger innerhalb einer Blüte als bei *Primula*. Das ist verständlich, da hier die Staubblätter von dem Wachsen der Blumenkronröhre unabhängig sind. Aber hier wieder ist durch mannigfache Krümmungen zur Zeit der Anthese in keiner Weise eine gleiche Höhe aller zu einem Kreise gehörigen Stamina erreicht. v. Kirchner (1911 p. 149) hat das ganz richtig gezeichnet, während die Figur von H. Müller (1873, p. 191, Fig. 64) mir die Sachlage für die Mehrzahl der Blüten zu schematisch erscheinen läßt. Dazu kommt noch die ungleiche Krümmung des Griffels, durch welche die Narbe in verschiedener Stärke herabgebeugt wird. Die Blütenökologen hätten bei der nach ihrer Meinung besonders fortgeschrittenen und künstlichen Anpassung der Blüten an blumenbesuchende Insekten eigentlich in Analogie zu sonstigen „Gesetzmäßigkeiten" voraussetzen müssen, daß allein ganz bestimmte wenige Tiere eine regelmäßige und legitime Bestäubung veranlassen. Aber die Besucherlisten (etwa bei Knuth II 1, p. 414—416) zeigen das gerade Gegenteil. Eine große Zahl von Käfern, Dipteren, Hemipteren, Hymenopteren und Schmetterlingen finden sich als regelmäßige Besucher ein. H. Müller und Knuth müssen zugeben, daß manche von ihnen nur zwei oder eine von den drei legitimen Bestäubungsweisen möglich machen. (Viele wahrscheinlich auch gar keine!) Tiere der verschiedensten Größenverhältnisse kommen dabei in Frage. An welche hat sich in zweckmäßiger „Gegenseitigkeit" *Lythrum* nun angepaßt? Etwa gar an die, die nur einen Teil der Bestäubungen richtig ausführen? Eine Bienenart, die H. Müller in erster Linie als rechtmäßigen Besucher in Anspruch nehmen möchte, sah wieder Knuth „merkwürdigerweise niemals, . . . trotzdem ich . . . zu sehr wiederholten Malen und unter sehr günstigen Bedingungen (Windstille und Sonnenschein) beobachtete". Ich meine vielmehr, daß die

„Heranzüchtung" der Blumenform im „Kampfe ums Dasein" oder die von der Pflanze „angestrebte" Anpassung an das Insekt beide gerade bei *Lythrum* gleich unwahrscheinlich sind.

Im folgenden wollen wir noch wie für *Primula* eine Anzahl von Messungen geben, die über den Grad der Variationen im Bau der Blüte einige Auskunft bringen könnten (vgl. auch Gaston Bonnier 1884). Dabei sind die zufälligen Krümmungen, die im Moment des Messens vorhanden waren, natürlich voll und ganz berücksichtigt.

Was zunächst die langgriffligen Formen angeht, so betrug der Abstand vom Narbenkopfe bis zur obersten Anthere der „mittleren" Staubblätter bei je 7 willkürlich herausgegriffenen Blüten von 3 untersuchten Blütenständen zur Zeit des Stäubens für

Ind. I. $1^1/_2$, $1^1/_2$, 2, 2, $2^1/_2$, $2^1/_2$, $3^1/_2$ mm.
Ind. II. 2, 2, 3, 3, 4, 5, 5 mm.
Ind. III. 2, 3, 4, 4, 4, $4^1/_2$, 5 mm.

Für die mittelgriffligen Formen sind die beiden schon in der Farbe unterschiedenen Sorten des Pollens getrennt zu berücksichtigen. Der Abstand der Narbe von den „größten" Antheren (mit grünem Pollen) betrug, wenn ich wieder nur die nächststehenden Staubblätter ins Auge faßte, für

Ind. I. 1, 1, 2, 2, 2, 3, 3 mm.
Ind. II. 0, 1, 1, 1, 2, 2, 3 mm.
Ind. III. $1^1/_2$, 2, 3, 3, 3, 4, $4^1/_2$ mm.

Desgleichen für die höchststehenden der „kleinsten" Stamina (mit gelbem Pollen) für

Ind. I. 2, 3, 3, 3, 3, 5, 5 mm.
Ind. II. 3, 4, 5, 5, 5, 6, 6 mm.
Ind. III. $^1/_2$, 1, 2, 2, 3, 3, 4 mm.

Endlich für die kurzgriffligen Formen waren die Distanzen für die „größten" Antheren (mit grünem Pollen) bis zur Narbe bei

Ind. I. $4^1/_2$, 6, $6^1/_2$, 7, 7, 7, 8 mm.
Ind. II. 5, 5, 6, 6, 6, 7, 7 mm.
Ind. III. $3^1/_2$, 6, 6, 7, 7, 7, 7 mm.

Und für die „mittleren" Antheren (mit gelbem Pollen) maßen die Entfernungen bis zur Narbe bei

Ind. I. $1^1/_2$, $1^1/_2$, 2, 2, 3, 3, 3 mm.
Ind. II. $^1/_2$, 1, 2, 2, 2, 3, 3 mm.
Ind. III. 1, 2, 2, 2, 3, 3, 4 mm.

Der faktische Grad der Heterostylie war also auch hier innerhalb der gleichzeitig stäubenden Blüten einer Infloreszenz ein verschiedener, wenn die Differenzen auch anders zustande gekommen sind wie bei *Primula*. Die Pflanzen stammten vom Rande eines kleinen Wassertümpels unweit Hohenheims, nur das langgriffl ige

Individuum unter I aus dem Hohenheimer botanischen Garten, wo die Pflanze auf völlig trockenem Boden nicht besonders „optimal" wuchs.

Planmäßige Experimente über den Festheitsgrad der Heterostylie standen noch völlig aus. Zu diesem Zwecke habe ich mit der leicht zu kultivierenden Gattung *Primula* experimentiert. Gut entwickelte Exemplare von *Pr. sinensis, obconica, elatior* und *officinalis* wurden nach Anlegung der Blütenstände völlig entblättert, auch etwaige schon weiter entwickelte Blüten entfernt und in einem völlig dunkeln Verschlag dem Etiolement ausgesetzt[2]). (Das folgende ausführlich bei Tischler 1918 b). Es zeigte sich ganz klar, daß durchweg in den kurzgriffligen Formen der Grad der Heterostylie beträchtlich zurückgegangen war, ja ganz verschwunden sein konnte, während in den langgriffligen die Entfernung der Narbe von dem Antherenende aufs äußerste gesteigert war. Oft konnte dabei der Narbenkopf weit aus der Blütenöffnung herausragen, auch war mitunter seine Form weitergehend verändert. Hier in unserm Experiment war unbedingt Nahrungsmangel als Grund der so seltsamen Phänotypen zu erkennen. Wie wir seit v. Vöchting (1893) wissen, kann besonders die Blumenkrone in ihrer Entwicklung unter dem Nahrungsmangel leiden[3]). Da aber bei *Primula*, die die gleiche Hemmung aufweist, die Staubblätter an dem Tubus der Corolle festgewachsen sind, wird nun in der kurzgriffligen Form bei schwächer entwickelter Corollarröhre und gut ausgebildetem Griffel dieser bis nahe oder bis ganz zur Insertionsstelle der Stamina heranwachsen können, während in den langgriffligen Formen aus dem gleichen Grunde die Entfernung noch wesentlich verstärkt wird.

Aber festhalten wollen wir daran, daß die genotypische Konstitution trotz dieser so verschiedenen Phänotypen doch eindeutig bestimmt, ob die Antheren oder die Narbe in der Blüte höher reichen. Eine willkürliche Umkehr gelang in diesem Falle nicht, gelegentliche Funde, besonders oft z. B. bei *Primula obconica*, bei der auch genotypisch langgriffligе Formen kurzgriffligе Blüten auf-

---

2) Molisch (1918, p. 264) gibt an, daß blühende Individuen von *Pr. sinensis* und *obconica*, wenn sie aus vollem Sonnenlicht ins diffuse gebracht werden, niemals ihre schon entwickelten Blütenknospen sich mehr öffnen lassen. In unseren Versuchen gelang, wie im Text näher ausgeführt ist, das Öffnen der Knospen sogar in völliger Dunkelheit, wenn sämtliche geöffneten Blüten entfernt waren. (Anm. b. d. Korrektur.)

3) Herr Geheimrat v. Goebel hatte die Freundlichkeit mich darauf aufmerksam zu machen, daß v. Vöchting selbst allerdings bei der von ihm nachgewiesenen Reduktion der Blumenkrone unter dem Einfluß der unzulänglichen Lichtmengen weniger an rein trophische Ursachen, als vielmehr wohl noch an kompliziertere Reizwirkungen gedacht hat. Sagt er doch ausdrücklich (p. 202) „Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier noch um andere Dinge, als um die Zufuhr bestimmter Nährstoffe". (Anm. b. d. Korrektur.)

wiesen, ließen meist eine stattgehabte sekundäre Entwicklungsstörung der Fruchtblätter als Ursache erkennen (vgl. auch für unsere wildwachsenden Primeln besonders Breitenbach 1880).

Weit bedeutender noch war die Umgestaltung der Narbenpapillen. Anatomische Betrachtung hatte mir schon für *Primula* wie für *Lythrum* (Tischler 1918a u. b) gezeigt, daß die Papillen als Endzellen von besonderen Reihen langgestreckter Zellen ausgebildet sind, die besonders für die Leitung von Nährstoffen in Betracht kommen. Die Form der Epidermis ist hier offenbar osmomorphotisch bedingt (Küster 1916). Und speziell bei *Lythrum* konnten wir feststellen, daß auch gewissen Epidermiszellen, die ökologisch ganz ohne Bedeutung sind, ähnliche Papillenformen bei starkem Nährstoffzufluß aufgezwungen wurden.

In den bei Lichtabschluß hungernden Individuen von *Primula* fand sich nun, daß die Papillenlänge sich beträchtlich unterhalb der normalen Größe entwickeln konnte. Trotzdem waren die Narben offenbar befruchtungsfähig, wie das gelegentliche Hineinwachsen von Pollenschläuchen bewies. Ich nahm zahlreiche Messungen von Papillenlängen vor (immer je 25 aus einer Blüte) und stellte so die Variationsbreite fest. Sie war bei den hungernden Individuen weitgehend nach der Minusseite, ja im Extrem selbst bei den langgriffligen unter die Variationskurve der normalen kurzgriffligen hin, verschoben. Ich führe von meinen Messungen z. B. an

für *Primula sinensis* langgrifflig:

56, 60, 64, 64, 66, 66, 66, 67, 68, 69, 71, 75, 77, 78, 81, 82, 82, 83, 87, 87, 90, 90, 95, 101, 104 μ;

für *Primula sinensis* kurzgrifflig:

34, 35, 35, 35, 39, 40, 41, 41, 41, 42, 42, 44, 44, 44, 45, 45, 45, 45, 45, 47, 48, 53, 54, 54, 55 μ.

Etiolierte langgrifflige *P. sinensis* hatte z. B. (bei stäubendem Pollen), um einen extremen Fall herauszugreifen, in einer Narbe Papillenlängen von

22, 23, 25, 27, 27, 29, 30, 30, 30, 30, 30, 30, 31, 32, 33, 33, 34, 35, 35, 36, 36, 37, 38, 39, 40 μ.

Noch ausgeprägter ist bei normalem Wachstum die Papillen- (resp. „Haar“)-Differenz lang- und kurzgriffliger Formen für *Primula elatior*; z. B. für ein langgriffliges Exemplar waren die Masse:

96, 120, 129, 135, 141, 150, 156, 162, 162, 165, 168, 171, 171, 174, 174, 174, 174, 177, 180, 180, 189, 189, 192, 210 (2zellig), 219 (2zellig) μ.

Desgleichen für ein kurzgriffliges Exemplar:

33, 35, 35, 36, 36, 36, 37, 38, 38, 38, 38, 38, 40, 42, 43, 44, 44, 45, 45, 45, 47, 47, 47, 50, 51 μ.

In kleistopetal gebliebenen Blüten der langgriffligen Form, die trotzdem schon stäubenden Pollen aufwiesen, ergab sich wieder im Extrem z. B. die folgende Kurve:

27, 27, 28, 29, 30, 30, 31, 32, 32, 33, 33, 33, 33, 34, 34, 34, 35, 35, 36, 36, 36, 37, 38, 38, 38 μ.

Kurzgriffelige Individuen, welche etioliert gehalten wurden, hatten fast die gleiche Variationsbreite. Der Unterschied, der sonst hier so sehr hervortrat, war also fast ganz verwischt; z. B.

27, 28, 29, 30, 30, 30, 32, 32, 32, 33, 33, 33, 33, 34, 34, 34, 34, 35, 35, 36, 37, 37, 38, 38, 39 μ.

Im Prinzip gleiches zeigten auch die andern Primeln, die ich auf das Verhalten der lang- und kurzgriffligen Formen hin vergleichend untersuchte: die kurzgriffligen wurden weniger stark als die langgriffligen in ihrer Papillenverkleinerung beeinflußt.

Also das von den Blütenökologen für *Primula* als charakteristisch angesehene und anscheinend genotypisch bedingte Merkmal des Unterschiedes in den Papillenlängen ist nur phänotypisch.

Für *Lythrum* kann man das feststellen, ohne besondere Experimente anzusetzen (Tischler 1918a): wir brauchen nur eine genügende Anzahl von lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten auf ihre Narbenpapillenlängen zu messen und wir sehen, daß der seit H. Müller (1873) postulierte konstante Größenunterschied gar nicht existiert. Es gibt kurzgriffelige Individuen, die aus der freien Natur geholt, durchweg viel längere Papillen haben als manche langgriffelige. An anderer Stelle (1918a, p. 183) gab ich nach Material, das ich in Ostpreußen untersucht hatte, eine Tabelle, aus der dies klar hervorging. Zählte ich die Summen der gemessenen Papillen aus allen 3 Formen zusammen, erhielt ich die folgende Kurve, wobei jede Größenklasse um 2 „Teilstriche" von der vorhergehenden sich unterschied:

3, 27, 35, 43, 78, 50, 54, 28, 21, 16, 5,

somit eine der binomialen ähnliche mit einem Hauptgipfel. Der Nebengipfel von 54 tritt gegenüber der 78 stark zurück. Die Papillenlängen variierten dabei von 12–33 Teilstrichen, deren je zwei 7,15 μ voneinander entfernt waren.

Gar nicht mit der Narbenpapillenlänge ist ferner die Pollenkorngröße korrelativ verknüpft. Der Unterschied der Pollenkörner ist bei den beiden Formen von *Primula*, wie das schon die ersten Untersucher sahen, sehr ausgeprägt. Für *Pr. sinensis* maß ich als mittlere Durchmesser an lebendem Material 20—25 resp. 38—41 μ, für *Pr. obconica* desgleichen ca. 18 resp. 26 μ, für die einheimischen Primeln: *Pr. elatior*, *officinalis* und *acaulis* 20–26 resp. 30—37 μ. Ein Versuch, diese Größenunterschiede ökologisch zu verwerten, ging von Delpino aus (1867). Er glaubte, daß die größeren Körner der langgriffligen Form auch wegen ihres größeren Zellinhalts

längere Schläuche bilden könnten als die kleineren der kurzgriffligen und so besser an die längeren Griffel „angepaßt" wären. Die Hypothese vermochte aber nicht zu erklären, wieso denn auch die größeren Pollenkörner auf den Narben der kürzeren Griffel weniger gut auskeimten als die kleineren. Correns (1889) bewies ferner, daß überhaupt das Tatsächliche an Delpino's Hypothese falsch war, weil beide Pollenformen in gleicher Zeit ungefähr gleich lange Schläuche trieben, nur waren die aus den größeren Körnern hervorgehenden dicker als die aus den kleineren. Jüngst hat auch Dahlgren (1916) bei Nachuntersuchung der Correns'schen Resultate ebenfalls die verschiedene Dicke der Pollenschläuche als einzigen Unterschied beobachtet.

Die Größendifferenzen der Pollenkörner werden offenbar entgegen denen der Narbenpapillen auch unter veränderten Außenbedingungen sehr weitgehend festgehalten. Wenigstens blieben sie es unter der sehr extremen Nahrungsveränderung unserer Verdunkelungsversuche. Außer tauben Körnern, für die die Nährstoffe nicht mehr gereicht hatten, fand sich nämlich stets eine größere Zahl von vollkommen normalen vor, welche in ihren charakteristischen Größenunterschieden von denen der unbeeinflußt gewachsenen Blüten in keiner Weise differierten. Wo wesentliche Störungen von der Norm auftraten, da hatte der Pollen offenbar eine erst noch genauer cytologisch zu prüfende Sonderentwicklung gehabt. Denn wir sahen, vor allem bei *Pr. sinensis*, Riesenzellen, die gegenüber einem durchschnittlichen normalen Durchmesser der langgriffligen Form von 20—25 μ bis auf 43 oder 53 μ angestiegen waren. Irgend ein Parallelismus zwischen dieser Größenzunahme und der gleichzeitigen Größenabnahme sämtlicher Narbenpapillen existierte indes absolut nicht.

Aber ein anderes Problem fällt uns bei der morphologischen Betrachtung der Pollenkörner von *Primula* noch auf. Wenn wir etwa Dahlgren's (1916) schöne cytologische Bilder von den beiden Pollenkorntypen der *Pr. officinalis* miteinander vergleichen, so sehen wir, daß der Pollen der langgriffligen Form deutlich kleinere Kerne als der der kurzgriffligen hat. Sollte wirklich der genotypische Unterschied dieser beiden Formen auch hier konstante morphologische Differenzen bedingen? Dahlgren hat seine Zeichnungen bei einer Vergrößerung von 1450 resp. 1300 ausgeführt. Berücksichtigen wir das, so erhalten wir bei Nachmessungen an den Figuren für

den größten Pollen:	den kleinsten Pollen:
Gesamtdurchmesser 26,9 μ	Gesamtdurchmesser 16,5 μ
vegetativ. Kerndurchmesser 6,9 μ	vegetativ. Kerndurchmesser 3,1 μ
generativ. Kerndurchmesser 3,3 μ	generativ. Kerndurchmesser 2,7 μ.

Der vegetative Kern hat also das eine Mal mehr als doppelt so großen Diameter als das andere Mal. Darum betonte ich (1918a p. 169) die Notwendigkeit einer Nachuntersuchung, um so mehr als Dahlgren seine Bilder ohne Rücksicht auf diese Frage gezeichnet hat. Aber ich kann jetzt die Richtigkeit der Figuren des schwedischen Autors nur bestätigen, wie z. B. folgende Messungen bei meinem Material von *Primula elatior* ergeben:

Bei dem größten Pollen:	Bei dem kleinsten Pollen:
Gesamtdurchmesser 26,4 μ.	Gesamtdurchmesser 15,4 μ.
vegetativ. Kerndurchmesser 5,1 μ.	vegetativ. Kerndurchmesser 2,8 μ.
generativ. Kerndurchmesser 3,6 μ.	generativ. Kerndurchmesser 2,4 μ.

Und doch sind hierbei zufällig nur Extremvarianten gewählt. In ganz demselben Material von stäubendem Pollen, der auf den Narben ausgeschüttet war, konnte ich z. B. auch folgende Zahlen finden:

Bei dem größten Pollen:	Bei dem kleinsten Pollen:
Gesamtdurchmesser 25,5 μ.	Gesamtdurchmesser 16,6 μ.
vegetativ. Kerndurchmesser 6,5 μ.	vegetativ. Kerndurchmesser 5,3 μ.
generativ. Kerndurchmesser 3,4 μ.	generativ. Kerndurchmesser 2,7 μ.

Das bedeutet aber, daß bei dem kleineren Pollen der vegetative Kern genau dieselbe Größe haben kann als anderswo bei dem größeren. Auch für den generativen habe ich noch Zahlenwerte gesehen (hier waren gerade die zugehörigen vegetativen Kerne offenbar nicht im größten Durchmesser getroffen), die auf 3—3,5 μ kamen, also denen des größten Pollens entsprachen[4]).

Es wäre müßig, lange Zahlenreihen zu geben und die Variationsbreite exakt zu bestimmen. Die Hauptsache ist ja für uns, daß wir schon nach kurzem Suchen Zahlen bekommen, die aufs klarste beweisen, daß die Kerngrößen zwischen den verschiedenen Pollenkornsorten nicht spezifische Unterschiede haben, also etwa nicht alle größeren Pollenkörner immer größere Kerne besitzen als alle kleineren. So aber sind wir berechtigt, von trophischen Unterschieden zu sprechen, ebenso wie das schon Dahlgren (1916) wollte und Stevens (1912) für andere Heterostyle (*Fagopyrum*, *Houstonia*) an Chromosomengrößen ausführte. Bei Nicht-Heterostylen sind manchmal die Pollenkörner einer einzigen Anthere

4) Merkwürdig ist, daß sowohl Dahlgren's wie meine Messungen an fixiertem Material für den stäubenden *Primula*-Pollen soviel kleinere Werte geben als wir und andere an lebendem in Wasser liegendem Pollen maßen. Die Fixierungsflüssigkeit muß offenbar stark kontrahierend gewirkt haben. Ferner ist noch zu unseren Messungen zu bemerken, daß die Zahlenwerte darum recht anfechtbar sind, weil ich als idealen Durchmesser die halbe Summe von zwei aufeinander senkrechten Durchmessern wählte und die Kerne sich hier recht oft beträchtlich von Kugeln entfernten. Die Zahlen dürfen also von vornherein nur als Annäherungswerte betrachtet werden.

weit stärker in ihren Größenverhältnissen unterschieden. Das sah ich sehr ausgesprochen s. Zt. bei *Musa* (Tischler 1910), aber auch z. B. bei der Leguminosengattung *Cassia*.

Anders als *Primula* verhält sich *Lythrum* insofern, als hier ja immer an einem und demselben Individuum zwei Sätze verschiedener Pollenkörner sich vorfinden (Tischler 1917 b). Dabei interessieren die mittel- und kurzgriffligen Formen besonders, weil in ihnen sich die beiderlei Pollenkornsorten auch in der Farbe und chemischen Zusammensetzung ihrer Reservestoffe unterscheiden. Die größten sind nämlich grün und führen dauernd, also bis zur Reife, Stärke als Reservestoff, die mittelgroßen resp. kleinen sind gelb gefärbt und besitzen die Stärke nur vorübergehend, um sie dann zu einfachen Kohlehydraten abzubauen und in Fett überzuführen. Ich wies diese bisher völlig unbekannt gebliebene Tatsache ausnahmslos an Individuen ganz entfernter Standorte in Braunschweig, Ostpreußen und Württemberg nach.

Die gelben Pollenkörner sind gegenüber den grünen als durch „Hemmungsbildung" entstanden aufzufassen, etwa im gleichen Sinne, wie auch in kleistogamen Blüten (v. Goebel 1904) einzelne Teile gehemmt sind und doch in mancher Beziehung „vorgeschritten" erscheinen. Denn die chemische Umsetzung der Stärke in Fett ist verglichen mit dem Beharren auf dem Stärkestadium eine entschiedene Stoffwechselförderung. Es ließ sich zeigen, daß die großen das Stärkestadium festhaltenden Pollenkörner eine besonders starke Nährstoffzufuhr besitzen, denn gegenüber den Zufuhrwegen zu dem Fettpollen sind die Leitungsbahnen in den Filamenten hier erheblich stärker ausgebildet und speziell die Zahl der Gefäße resp. Tracheiden ist auf das 3—4fache erhöht. Daß es sich um einfache Modifikationen des Pollens handelt, zeigt auch wieder die Betrachtung der 24 haploiden Chromosomen resp. der Kerne. Diese sind nämlich in beiden Pollenkornsorten von ziemlich gleicher Größe, wie folgende willkürlich herausgegriffene Beipiele beweisen mögen (Tischler 1918a, p. 168): Es handelt sich im nachfolgenden um Pollen einer mittelgriffligen Form.

Bei den größten *Stamina*:	Bei den kleinsten *Stamina*:
I. Durchmesser des Pollens 34 μ.	Durchmesser des Pollens 18,5 μ.
Durchmesser des vegetativen Kerns 5,5 μ.	Durchmesser des vegetativen Kerns 5,4 μ.
Durchmesser des generativen Kerns 4,3 μ.	Durchmesser des generativen Kerns 3,9 μ.
II. Durchmesser des Pollens 33,2 μ.	Durchmesser des Pollens 18 μ.
Durchmesser des vegetativen Kerns 6,2 μ.	Durchmesser des vegetativen Kerns 6,3 μ.
Durchmesser des generativen Kerns 4,9 μ.	Durchmesser des generativen Kerns 4,5 μ.

III. Durchmesser d. Pollens 32,8 μ. Durchmesser des Pollens 17,5 μ.
Durchmesser des vegetativen Kerns 5,4 μ. Durchmesser des vegetativen Kerns 4,5 μ.
Durchmesser des generativen Kerns 4,1 μ. Durchmesser des generativen Kerns 3,3 μ.

Die Massenzunahme der größeren Pollenkörner ist also im wesentlichen auf den Zellinhalt außerhalb der Kernsubstanz zurückzuführen. Aber wir sehen doch auch wieder zwischen den Kernen Unterschiede von 3,3—4,9 μ für die generativen, von 4,5—6,3 μ für die vegetativen Kerne.

So eigenartig also auch die Sonderung des *Lythrum*-Pollens sein mag, mit dem Heterostylieproblem direkt hat sie nichts zu tun. Insbesondere darf auch die Tatsache, daß der Stärkepollen bei *Lythrum* in etwas höherer optimaler Zuckerkonzentration keimt als der Fettpollen (Pfundt 1910), nicht mit der „legitimen" oder „illegitimen" Bestäubung und ihrer Folgen in direkten Zusammenhang gebracht werden. Denn gleich bei *Primula* fehlen derartige Unterschiede ganz. Auch die nahe verwandte Gattung *Lagerstroemia* zeigt ebenfalls eine Differenzierung in verschieden gefärbten Pollen innerhalb einer und derselben Blüte und dabei keine Heterostylie. Zudem können bei einzelnen ihrer Spezies wie bei *L. indica*, bei der das schon Darwin (1865, p. 177) sah, an Stelle der normalen fünf langen Staubblätter, deren Antheren grünen Pollen besitzen, und der 19—20 kürzeren mit gelbem Pollen, auch nur 1—4 lange Stamina dasein, und in ihnen kann der grüne Pollen ganz oder zum Teil durch gelben ersetzt werden. „One anther offered the singular case of half, or one cell being filled with bright green, and the other cell with bright yellow pollen." Und Harris (1909) fand bei einer Untersuchung nach variationsstatistischen Methoden in den einzelnen Jahren größere Differenzen, was auch auf Abhängigkeit von äußeren Einflüssen hindeutet.

Die Heterantherie von *Lythrum* und *Lagerstroemia* ist somit eher der bei der Capparidacee *Cleome* zu vergleichen, die ich in Südarabien zu untersuchen Gelegenheit hatte, oder der der Leguminose *Cassia*, die ich in Java und Ostafrika studierte (Tischler 1917b). Die mannigfachen Abstufungen auch in der Tauglichkeit des Pollens für die Befruchtung, die wir kausal aufzuhellen uns bemühten und die mit der Heterantherie speziell bei *Cassia* verknüpft sind, haben manche ökologische Deutung erfahren, aber mit unserem zur Diskussion stehenden Problem hängen sie sicher nicht zusammen[5]).

5) In diesem Zusammenhange darf ich vielleicht noch besonders auf die Befunde von Burck (1902) hinweisen, wonach bei der „didynamen" *Torenia Fournieri* die kleinen Staubblätter normal geschlossen bleiben und bei der Reife einen Pollen enthalten, der wasserreicher ist, als der aus den sich öffnenden Antheren der langen

So wäre denn auch *Lythrum* mit *Primula* direkt vergleichbar und die genotypischen Unterschiede der verschiedenen Blütenformen sind äußerlich nicht mit der Differenzierung in zweierlei Pollensorten in Zusammenhang zu bringen.

Es mußte eigentlich schon stutzig machen, daß immer nur von Größenunterschieden der Pollenkörner bei den verschiedenen Formen der Heterostylen gesprochen und daß in den Fruchtblättern nur auf die Narbenpapillen Bezug genommen wurde. Man hätte von vornherein erwarten können, daß auch die Samenanlagen resp. die Embryosäcke entsprechende Unterschiede zeigen müßten. Diese Frage ist von Dahlgren (1916) noch speziell für *Primula*, von mir (1917a) für *Lythrum* verfolgt worden mit dem Resultat, daß hier sehr weitgehende Größendifferenzen innerhalb eines einzigen Fruchtknotens, nicht aber zwischen den verschiedenen Formen vorhanden sind. Hier tritt der trophische Charakter des Ganzen ohne weiteres zutage.

Wie die anderen Heterostylen sich verhalten, muß noch näher untersucht werden. Schon Darwin (1877) wies darauf hin, daß hier die für *Primula* und *Lythrum* gegebenen Beziehungen zwischen Pollenkorn- und Narbenpapillengröße nicht zuzutreffen pflegen. So hat *Linum grandiflorum* (p. 71) in beiden Blütenformen gleich große Pollenkörner und eine sehr ausgesprochene Variabilität der Papillenlänge (p. 220). So hat *Linum perenne* (p. 79) keine Differenzen in der Größe der Narbenpapillen, dagegen variiert der Pollen sehr an Größe; auch bei *Polygonum Fagopyrum* (p. 97) oder *Pulmonaria officinalis* (p. 98) sind die Narben beider Formen annähernd gleich beschaffen. (Siehe auch die Zusammenstellung bei Darwin p. 216.)

Entwicklungsgeschichtlich ist in Hinsicht auf das Heterostylie-Problem in neuester Zeit wohl nur *Pulmonaria* kurz untersucht worden. Herr Kollege Bally-Basel schreibt mir nämlich, daß er diese Pflanze vor einigen Jahren studiert und seine Resultate in einem Résumé (1909) eines s. Z. gehaltenen Vortrages niedergelegt habe. Die wichtigste von ihm gefundene Tatsache ist folgende: „Die kurzgriffelige Form ist in jugendlichen Zuständen langgriffelig

Staubblätter. Diese Differenz im Wassergehalt ist nun für die seismonastisch reizbaren Narbenlappen insofern von Wichtigkeit, als der trocknere Pollen der größeren Staubblätter den Zellen so viel Wasser bei der Bestäubung zu entziehen vermag, daß das normal sonst bald eintretende Wiederöffnen der Narbe dauernd verhindert wird. Wird der Pollen aus den größeren Staubblättern vorher befeuchtet, so verhält er sich wie der aus den kleineren, und die Narbe kann sich nach Belegen mit ihnen bald wieder öffnen. Läßt man umgekehrt den Pollen aus den kleineren Staubblättern an der Luft trocknen, so hat er die nämlichen Wirkungen wie sonst der aus den größeren. Ein Unterschied bezüglich der Befruchtungstüchtigkeit besteht aber zwischen den beiden Pollensorten nicht. (Vgl. auch die allerdings etwas zu kurze Darstellung bei Jost 1908, p. 617.)

und die Kurzgriffligkeit kommt nicht durch ein Zurückbleiben im Wachstum des Pistills, sondern durch ein stärkeres Wachstum der Krone und der weiter oben an der Krone inserierten Stamina zustande.“ [6]) Wir sehen somit ähnlich, wie wir das bei *Primula* fanden, daß das Blumenkronwachstum für den Grad der Heterostylie der wichtigste Faktor sein kann. Eine experimentelle Beeinflussung des Phänotypus ist damit auch hier durchaus wahrscheinlich geworden, genau wie wir das bei *Primula* erreichten.

Was bleibt nun noch von dem Heterostylie-Problem übrig, nachdem wir die morphologischen Daten als relativ unwesentlich erkannt haben? Sehen wir doch den Grad der Heterostylie ebenso leicht modifikabel wie die Länge der Narbenpapillen, wenn auch nicht damit in korrelativer Verknüpfung im Sinne der Blütenökologen, und sehen wir doch auch, wie die Pollenkörner ein von beiden ganz unabhängiges Verhalten zeigen. Es bleibt einmal neben der Tatsache, daß überhaupt unter gleichen äußeren Faktoren genotypisch bedingte ungleich große Filamente resp. Pollenkörner und Griffel bei den verschiedenen Formen existieren (obgleich dies ökologisch überschätzt wurde), das Faktum, daß der Pollen bei Kreuzbefruchtung besser keimt als bei Autogamie, und es bleiben die bereits von Darwin erkannten Funde, daß bei eventueller Selbstbefruchtung die Nachkommen schwächlicher sind als bei Kreuzbefruchtung [7]).

Aber beides kennen wir auch von Nichtheterostylen, also „brauchte“ eigentlich eine Heterostylie nicht vorhanden zu sein. Durch die partielle Selbststerilität wäre der von der Natur „angestrebte Zweck“ (im Sinne der Teleologen gedacht) ja schon genügend gewährleistet gewesen. Der unter normalen Außenfaktoren so scharf ausgeprägte phänotypische Dimorphismus ist also wie wohl die meisten anderen Blütenanpassungen nur als „Luxusanpassung“ zu bewerten und kann darum kaum selektionistisch, auch nicht im Sinne der neueren Homomerie-Erklärung (Plate 1913, p. 169, Ziegler 1918) herangezüchtet sein. Wir erfahren schon von Darwin, daß bei *Lythrum* die beiderlei Pollenkornsorten einer und derselben Blüte nicht in gleicher Weise für die Selbstbefruchtung unwirksam sind. Und wir dürfen daraus schließen, daß in

6) Auch für *Oxalis floribunda* machte sich nach Bally der tristyle Charakter erst kurze Zeit vor dem Aufblühen bemerkbar, also genau wie das nach Breitenbach's (1880) und unseren Funden (Tischler 1918b) bei *Primula* und nach seinen eigenen Daten bei *Pulmonaria* zu beobachten ist.

7) In der Übersetzung von Carus findet sich (p. 133) hierbei ein sinnstörender Druckfehler; es muß bei IV „illegitime Verbindungen“ heißen: „15 Blüten mit den längsten Staubfäden der kurzgriffligen Form befruchtet“. Dafür steht „mittelgriffligen“. Ich erwähne das besonders, weil Kny (1880, p. 155) diesen Druckfehler in die Erklärung zu seinen Wandtafeln mit übernommen hat.

ihnen ein in verschiedenem Grade ausgebildeter Chemismus entstanden ist, der einer erfolgreichen Selbstbefruchtung entgegenwirkt. Mit anderen Worten, diese Chemismen bei *Lythrum* sind nur als Modifikationen und somit nicht in gleichem Sinne wie bei Correns' (1912) selbststerilen Cardamine-Individuen zu denken, wo sie für die Pollenkörner aller Antheren eines homozygoten Individuums gelten. Eher würde hiermit schon der monomorphe *Primula*-Pollen übereinstimmen können. Für *Lythrum* würde Jost's (1907) Hypothese bis auf weiteres zur Erklärung des Illegitimitätsproblems genügen, daß in den verschiedenen Griffelformen nur verschiedene Konzentrationen eines und desselben Stoffes vorhanden wären. Sie könnten ja z. B. in ähnlicher Weise durch die verschiedene Wasserversorgung mit beeinflußt sein wie die Versorgung des Pollens mit Reservestoffen bei *Lythrum*. Und würde in diesem Sinne ein Verständnis für letztere Gattung erreicht werden, so wäre nach Analogie zu erwarten, daß auch bei den heterostylen Individuen mit monomorphem Pollen ähnliche Quantitätsdifferenzen zwischen den Körnern der verschiedenen Formen vorhanden wären, um so mehr als bei manchen von ihnen, wie gerade bei *Primula*, der Grad der Fertilität bei Autogamie noch ein beträchtlich höherer ist als bei *Lythrum*. Sehr interessant und vielleicht mit unserem Falle vergleichbar sind die Angaben Baur's (1917, p. 301), daß gewisse Sippen von *Antirrhinum latifolium*, *A. tortuosum* u. a. im ersten Lebensjahr selbststeril, im zweiten selbstfertil sein können. Untersucht sind aber nach Baur diese Dinge noch sehr wenig.

Die Betrachtung des Heterostylie-Problems kann uns ein besonders instruktives Beispiel dafür sein, daß morphologisch konstruierte Ökologismen nur für ganz zufällige Außenbedingungen zu gelten brauchen. Für die Entstehung der Ökologismen, für welche Reinke (1918) in seinen programmatischen Forderungen neuerdings experimentelle Klarlegung verlangt, muß in jedem einzelnen Falle festgestellt werden, ob bei Veränderung der Außenbedingungen ein Erhaltenbleiben des postulierten nützlichen Zusammenwirkens der Organe besteht oder nicht. Nur sofern dies tatsächlich zu beobachten ist, und sofern der Nutzen des Ökologismus experimentell beweisbar erscheint, dürfen wir von primären Zweckmäßigkeiten reden. Solche primären Ökologismen sehe ich z. B. in dem genotypisch bedingten Auftreten gewisser physiologisch-chemischer Schutzmittel, wie sie Stahl (1888) zuerst experimentell feststellte (s. a. die neuesten daran anknüpfenden Forschungen von Benecke 1918), solche kann man auch unbedenklich annehmen, wenn das Variieren der Struktur in einer Weise konform den Außenbedingungen geht, daß wieder eine neue Zweckmäßigkeit entsteht. Auch hier verdanken wir Stahl (1883) z. B. bei der Aufhellung der Modifizierbarkeit der Struktur der Laub-

blätter in verschiedenen Sonnen- und Schattenformen mit die ersten experimentellen Daten.

Ich bin aber schon jetzt der Überzeugung, daß speziell die meisten der von den Blütenbiologen aufgefundenen Ökologismen primäre nicht darstellen. Für die kleistogamen Blüten hat es bekanntlich als erster v. Goebel (1904) gezeigt. Hier handelt es sich um reine Hemmungsbildungen, welche sich experimentell hervorrufen lassen. Und v. Goebel's Schülerin Helene Ritzerow (1908) hat uns noch manche wertvollen Einzelheiten über den Bau und die Befruchtung solcher Blüten geschildert. Von einem „gegenseitigen Anpassen" zwischen Blume und Tier dürfte man eigentlich auch nicht sprechen[8]) oder doch höchstens in dem Falle der Selektion bei der hier erst noch zu beweisenden Homomerie (Plate 1913, Ziegler 1918), wenn eine gewisse Organisationshöhe einmal erreicht war. Nur hier könnten die Insekten als „unbewußte Blumenzüchter" betrachtet werden, während die ganze Entwicklungsrichtung der Blüte, die schon bis zu dieser Höhe eingeschlagen war, wohl sicherlich nicht vom Tier abhing. Vielmehr haben sich aller Wahrscheinlichkeit nach die Blüten unabhängig von den Bestäubern entwickelt wie es ihr Idioplasma, ihre spezifische Struktur (Klebs) und die auf sie einwirkenden klimatischen Außenfaktoren forderten. Die Insekten suchten darauf, was sie erreichen und verwerten konnten, zur Nahrung zu nehmen. Genau wie wir nicht mehr von einer Anpassung der Pflanzen an Ameisen (bei *Cecropia*, *Hydnophytum* etc.) sprechen, genau so, wie wir nicht sagen, unsere Kulturpflanzen haben sich an den Menschen angepaßt (höchstens könnte man hier gewisse Sekundärerscheinungen, wie Schwächung des Fortpflanzungsvermögens oder ähnliches in diesem Sinne deuten), so auch bei den Blüten und Insekten. Und nur so darf wohl *Primula* als Typus einer „Hymenopteren-Blume" angesehen werden, während *Lythrum* dagegen sich noch auf einer „niederen Anpassungsstufe" befindet und als eine Blume mit „vollständig geborgenem Nektar" von zahlreichen Insekten aus den verschiedensten Klassen bestäubt wird (v. Kirchner 1911). Freilich ein Unterschied wäre noch der, daß bei dem Verhalten zwischen Pflanze und Ameise sowie zwischen Pflanze und Mensch den Pflanzen kein direkter Nutzen erwächst, dagegen durch die Bestäubung für sie ein solcher in der Tat vorliegt. Aber selbst hier könnte man ebensogut von unzweckmäßiger Ausbildung der Blüte wie von zweckmäßiger sprechen, wenn durch die immer komplizierter werdende Form der Blütengestaltung eine mehr oder weniger große Kon-

8) Man vergleiche auch die interessanten erst vor Kurzem in dieser Zeitschrift veröffentlichten Ausführungen von Schanz (1918, p. 290), der in den Blütenfarben Sensibilisatoren sieht, die auf den Chemismus der Blüte entscheidende Einwirkung haben. (Anm. b. d. Korrektur.)

kurrenz von Bestäubern ausgeschlossen und dadurch der Kreis der möglichen Blütenbesucher immer mehr verringert wurde. Denn die Chancen der Befruchtung wurden so immer mehr und mehr auf eine einzige Besucherspezies gestellt und das würde den Artentod bedeuten können, wenn dieses einzige besuchende Tier aus der Gegend verschwände.

So könnte, ganz nüchtern angeschaut, wie es schon Gaston Bonnier (1878, 1884) tat, sich die Blütenökologie von einer den Lamarckismus herausfordernden Betrachtungsweise zu einer modernen Disziplin entwickeln, welche auch die für gewöhnlich nicht berücksichtigten Entfaltungspotenzen in Rechnung zieht.

Valentin Häcker (1918) hat vor kurzem in seiner „Phänogenetik" gefordert, die einzelnen phänotypisch sich zeigenden Merkmale rückwärts auf ihre Entstehung hin zu verfolgen. Das müßte speziell für die Blütenmerkmale unter Variation der Außenfaktoren geschehen, wie wir das oben für *Primula* begannen. Außer den bekannten älteren Autoren wie v. Sachs, v. Vöchting, v. Goebel und Klebs hat namentlich Günthart (s. 1917; hier auch die historische Übersicht p. 159ff.) in letzter Zeit einige Vorarbeit in dieser Richtung geleistet. Durch solche Studien erst wird die Blütenbiologie aus ihrer zumeist einseitig betriebenen teleologischen Fragestellung heraus und einer Kausalanalyse zugeführt werden.

Hohenheim (Württemberg), Botanisches Institut der landw. Hochschule. Den 1. August 1918.

Zitierte Literatur.

1909. Bally, W., Einige Beobachtungen an heterostylen Pflanzen. Verh. schweiz. naturf. Ges. 92. Jahres-Vers. Lausanne, Bd. I, p. 192.

1913. Barlow, N. Preliminary note on heterostylism in *Oxalis* and *Lythrum*. Journal of genetics. vol. III, p. 53—65. 1 Fig.

1905. Bateson, W. und Gregory, R. P. On the inheritance of heterostylism in *Primula*. Proc. Roy. Soc. London. B. vol. 76, p. 581—586.

1916. Baur, E. Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreich. Kultur der Gegenwart. Teil III. 4. Abt. Bd. 3 I. Bot. Teil, p. 281—328. Fig. 92—119. Leipzig und Berlin.

1918. Benecke, W. Pflanzen und Nacktschnecken. Flora Bd. 111—112 (Festschrift für Stahl), p. 450—477.

1878. Bonnier, G. Les nectaires. Etude critique, anatomique et physiologique. Ann. sci. nat. Bot. Sér. VI t. 8, p. 1—212. pl. 1—8.

1884. — Sur les différentes formes des fleurs de la même espèce. Bull. Soc. bot. France t. 31, p. 240—244.

1880. Breitenbach, W., Über Variabilitäts-Erscheinungen an den Blüten von *Primula elatior* und eine Anwendung des „biogenetischen Grundgesetzes". Bot. Ztg. Bd. 38. Sp. 577—580.

1902. Burck, W. Over de prikkelbare stempels van Torenia Fournieri en Mimulus luteus en over voorbehoedmiddelen tegen het kiemen van vreemd stuifmeel op den stempel. Verslag K. Akad. Wetensch. Amsterdam Wis.-en naturk. Afd. D. X, p. 209—219.

1889. Correns, C. Culturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 7, p. 265—272.

1912. — Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. mediz.-naturw. Gesellsch. Münster i. W. zur 82. Vers. D. Naturforscher u. Ärzte 32 pp.
1916. Dahlgren, K. V. O. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. Akad. Abhd. Upsala. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 56, Nr. 4. 80 pp. 3 Taf. 137 Fig.
1862. Darwin, Ch. On the two forms or dimorphic condition in the species of *Primula* and on their remarkable sexual relations. Proc. Linn. Soc. Bot. vol. 6, p. 77—97.
1865. — On the sexual relations of the three forms of *Lythrum Salicaria*. Journal of the Linnean Soc. Bot. vol. 8, p. 169—196. 1 Fig.
1877. — Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. (Übersetz. v. Carus, J.V.) Stuttgart 304 pp. 15 Fig.
1867. Delpino, F. Sull'opera, la distribuzione dei sessi nelle piante etc. Zit. nach Correns 1889 und Darwin 1877, p. 217.
1844. Duchartre, P., Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. Annal. sci. nat. Botan. III sér. t. 2. p. 279—297. pl. 7—8.
1905. Errera, L., Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères. Rec. Inst. Bot. Bruxelles. t. 6. p. 222—255.
1906. Gain, E. Sur le dimorphisme des fleurs de la première et de la deuxième floraison chez *Primula officinalis* Jaqu. C. R. Assoc. Franç. Avanc. d. sci. Not. et Mém. 35 Sess. Lyon, p. 421—423.
1907. — Sur les variations de la fleur et l'hétérostylie de *Primula grandiflora* Lam. et du *Primula officinalis* Jacqu. C. R. Assoc. Franç. Avanc. d. sci. Not. et Mém. 36 Sess. Reims, p. 472—489. 14 Fig.
1904. v. Goebel, K. Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralbl. Bd. 24, p. 673—697, 737—753, 769—787. 14 Fig.
1917. Günthart, A. Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beih. Botan. Centralbl. Bd. 35 Abt. I, p. 60—170. 51 Fig.
1918. Haecker, V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre 344 pp. 181 Fig.
1909. Harris, J. A. Variation and correlation in the flowers of Lagerstroemia indica. Missouri botan. Garden. vol. 20, p. 97—104.
1864. Hildebrand, F. Experimente über den Dimorphismus von *Linum perenne* und *Primula sinensis*. Bot. Ztg. Bd. 22, p. 1—5.
1867. — Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvorteilhaften stetigen Selbstbefruchtung. 92 pp. 62 Fig. Leipzig.
1907. Jost, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeitg. Bd. 65, p. 77—117. Taf. 1.
1908. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 693 pp. 183 Fig. Jena.
1911. v. Kirchner, O. Blumen und Insekten. 436 pp. 159 Fig. 2 Taf. Leipzig und Berlin.
1898—1905. Knuth, P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. 400 pp. 1 Taf. 81 Fig. Bd. II. 697 + 705 pp. 2. Taf. 420 Fig. Bd. III (Herausgeg. v. Appel, O. und Löw, E.) 570 + 601 pp. 1 Taf. 197 Fig.
1880. Kny, L. Heterostyler Dimorphismus der Blüten von *Primula elatior* Jacqu. Heterostyler Trimorphismus der Blüten von *Lythrum Salicaria* L. Erläuternder Text zu Wandtafeln IV. Abt. Taf. XXXIX u. XL, p. 146—162.
1916. Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 447 pp. 209 Fig. Jena.
1918. Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 2. Aufl., 324 pp. 137 Fig. Jena.

1873. Müller, H. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. 478 pp. 152 Fig. Leipzig.
1881. — Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. 611 pp. 173 Fig. Leipzig.
1884. v. Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 882 pp. 36 Fig. Leipzig.
1869. Pfeffer, W., Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. Pringsh. Jahrb., Bd. 8. p. 194—215. Taf. 19—22.
1910. Pfundt, M. Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. Pringsh. Jahrb. Bd. 47, p. 1—40. 1 Fig.
1913. Plate, L. Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, für Studierende, Ärzte und Züchter. 519 pp. 3 Taf. 179 Fig. und Stammbäume im Text. Leipzig.
1918. Reinke, J. Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. Flora. Bd. 111—112 (Festschrift für Stahl), p. 71—84.
1908. Ritzerow, H. Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora. Bd. 98, p. 163—212. 36 Fig.
1918. Schanz, F., Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. Biol. Zentralbl. Bd. 38. p. 283—296. 5 Fig.
1883. Stahl, E. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. p. 1—39. Taf. 10.
1888. — Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22. 126 pp.
1912. Stevens, N. E. Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz. vol. p. 277—308, pl. 21—23.
1910. Tischler, G. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Archiv f. Zellforsch. Bd. 5, p. 622—670. Taf. 30—31. 4 Fig.
1917a. — Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von *Lythrum Salicaria*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 35, p. 233—246. Taf. 4.
1917b. — Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Botan. Bd. 9, p. 417—488. Taf. 4.
1918a. — Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei *Lythrum Salicaria* mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". Flora. Bd. 111—112 (Festschrift f. Stahl), p. 162—193. Taf. 3. 8 Fig.
1918b. — Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylie-Problem bei *Primula*. Festschr. z. Feier des 100jähr. Bestehens d. kgl. württ. landw. Hochsch. Hohenheim p. 254—273. 4 Fig.
1893. v. Vöchting, H. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. Bd. 25, p. 149—208. Taf. 8—10.
1918. Ziegler, E. H. Zuchtwahlversuche an Ratten. Festschr. z. Feier des 100jähr. Bestehens d. kgl. württ. landw. Hochsch. Hohenheim p. 385—399. 14 Fig.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der deutschen Süfswasserpolypen.

I. Beobachtungen an natürlichen Populationen.

Von Eduard Boecker, Treptow-Berlin.

Unsere Kenntnisse von Auslösung und Verlauf der Geschlechtsperioden der deutschen Süßwasserpolypen sind durch die von 1906 bis 1911 aus dem Münchener Zoologischen Institut veröffent-

lichten Arbeiten von R. Hertwig (1), Krapfenbauer (2), Frischholz (3), und Koch (5) wesentlich bereichert worden. Für die von den genannten Autoren untersuchte *Hydra fusca* L. konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß sie nur bei niedrigen Wassertemperaturen, wie sie sich im Freien bei uns gewöhnlich im Oktober oder November einstellen — nach Frischholz bei ca. 10° C. — geschlechtsreif wurde. Von extremen Hungerzuständen abgesehen ist der Eintritt der Geschlechtsreife in bei geeigneter Temperatur gehaltenen Kulturen von dem Maße der Fütterung unabhängig. Der Ernährungszustand erwies sich nur insofern von Bedeutung, als in einer reichlich mit Futtertieren versehenen Zucht ein größerer Prozentsatz der Individuen geschlechtsreif wurde, und auch die durchschnittliche Anzahl der gebildeten Hoden oder Eier größer war als in mäßig oder gar nicht gefütterten. Hungerzustände oder Schwankungen in der Ernährung allein waren dagegen ungeeignet, die Entstehung von Geschlechtsprodukten hervorzurufen. Außerdem verhielt sich *Hydra fusca*, soweit sie gezüchtet wurde, streng gonochoristisch, sowohl an den einzelnen Individuen als auch hinsichtlich der gesamten Knospungsnachkommenschaft eines zur Erzielung einer Kultur isolierten Stammtieres. Frischholz (3) fand ferner, daß die von ihm beobachtete *Hydra grisea* L. nur bei warmer, sommerlicher Wassertemperatur geschlechtsreif wurde und sich somit auch biologisch von der *H. fusca* L. unterschied. Im übrigen waren hier die Untersuchungsergebnisse aber nicht so aufklärend wie bei der *fusca*, so daß sich Koch (5) mit der Schlußfolgerung begnügte: „wahrscheinlich werden weibliche *grisea* selbst nie wieder männlich."

Frischholz (4) hat bereits dargetan, daß die meisten älteren Autoren *H. fusca* bei kühler Wassertemperatur oder im Herbst und Winter, *grisea* dagegen bei warmer oder im Sommer geschlechtsreif werden sehen. Die wenigen hiervon abweichenden Mitteilungen dürften auf die lange Zeit unsichere Nomenklatur der Hydren oder auf irrtümliche Artdiagnosen zurückzuführen sein; nicht selten fehlt übrigens die Angabe, ob die Beobachtung im Zimmeraquarium oder an im Freien frisch erbeutetem Material geschah. Auffallend ist, daß Hanel (6) berichtet, im Juli während der heißesten Jahreszeit geschlechtsreife *fusca* gefunden zu haben. Hierbei dürfte es belanglos sein, ob die Beobachtung an frisch im Freien gefangenen oder an im Aquarium gezüchteten Exemplaren stattfand, da in beiden Fällen wohl kaum die niedrige Temperatur, wie sie in den Münchener Versuchen erforderlich war, vorgelegen haben kann. — M. Nußbaum (7) kommt 1909 auf Grund von umfangreichen Kulturversuchen zu dem Schluß, daß die Geschlechtsperioden der Hydren durch Schwankungen in der Ernährung hervorgerufen werden; den Temperaturverhältnissen wird nur sekundäre Bedeutung zugesprochen.

Wie aber schon von anderer Seite betont wurde, ist diese Arbeit Nußbaum's durchaus nicht geeignet, die im Münchener Zoologischen Institut gewonnenen Resultate zu beeinträchtigen; seine unübersichtliche Darstellungsweise und eigenartige Versuchsanordnung — es wurden zeitweise verschiedene *Hydra*-Arten gleichzeitig in einem gemeinsamen Aquarium beobachtet — wirken wenig überzeugend.

Scheinen wir nun so über die auslösende Ursache der Geschlechtsperioden bei den nicht grünen Hydren zur Genüge unterrichtet zu sein — und das Gleiche ließe sich auf Grund der Arbeiten von Laurent (8), Brauer (9) u. a. von dem Verlauf der Geschlechtsperioden sagen — so bieten sich der näheren Betrachtung doch nicht wenige Gesichtspunkte, die eine weitere Bearbeitung des vorliegenden Themas wünschenswert erscheinen lassen. So bedarf z. B. die Frage, ob und inwieweit unbeschadet der Erforderlichkeit einer bestimmten Temperatur noch andere Zustände und Bedingungen an dem Zustandekommen der Geschlechtsreife mitwirken, der Aufklärung. Was wir hierüber wissen, beschränkt sich im Grunde auf die Beobachtung, daß in gut gefütterten Kulturen ein größerer Prozensatz der Hydren Hoden oder Eier produziert als in mäßig oder gar nicht mit Futtertieren versehenen, und daß auch die durchschnittliche Menge der erzeugten Geschlechtsprodukte pro Individuum in ersterem Fall größer ist. Fast stets bleibt aber — und das verdient Beachtung — ein Teil der unter völlig gleichartige Bedingungen gesetzten Polypen geschlechtlich durchaus steril. In kleineren Kulturen, die aus nur wenigen, erst kurz vorher durch Knospung aus dem gleichen isolierten Stammtier entstandenen, eng miteinander verwandten und darum wohl gleichartiger reagierenden Individuen bestehen — und solche Kulturen wurden bei den bisherigen Versuchen meist benutzt —, erreicht der Prozentsatz der geschlechtsreif werdenden Hydren bisweilen eine Höhe, die dem im Freien beobachteten Verhältnis (s. w. u.) nicht entspricht. Koch (5) hat vermutet, daß die trotz geeigneter Temperatur geschlechtlich steril bleibenden Polypen unter einer latenten Depression ständen, also wohl, wenn auch nicht äußerlich sichtbar, kränklich wären. Es wäre aber ebenso gut denkbar, daß das individuelle Alter (seit der Loslösung des Individuums vom Muttertier) oder die Anzahl der Knospungsahnen von dem aus dem befruchteten Ei entstandenen Stammtier her oder andere bisher unbekannte Umstände hierbei eine Rolle spielen könnten. Man kann m. E. schwer umhin, in dem sogenannten Depressionszuständen etwas anderes als die Folgen der unnatürlichen Beschränkung der Polypen auf die Enge des Kulturglases (Beeinträchtigung durch eigene Stoffwechselprodukte und dergleichen) oder von Kunstfehlern (zu starke Belichtung, schroffer Temperaturwechsel u. s. w.) zu erblicken. Frisch erbeutete Hydren weisen zwar

auch nicht selten Veränderungen auf, die wie Depressionserscheinungen imponieren; man findet in Zerfall begriffene und verkürzte, an den Enden leicht verdickte Tentakel u. s. w. Eine genaue Beobachtung lehrt jedoch, daß es sich in solchen Fällen lediglich um Ramponierung oder Verwundung beim Fang handeln kann, deren Folgen bald wieder repariert werden, wenn die Tiere den in den Fanggläsern meist vorliegenden biologischen Mißständen, die natürlich nachträglich eine Depression hervorzurufen vermögen, rechtzeitig entzogen werden. Und so spricht der Umstand, daß auch im Freien in einer geschlechtsreifen Population stets nur ein Teil der Individuen Geschlechtsprodukte aufweist, nicht eben dafür, die Ursache dieser Erscheinung allgemein in jenen krankhaften Zuständen zu suchen. Krankhafte Hemmungen scheinen mir eher in jenen Fällen vorzuliegen, wo ganze Kulturen trotz entsprechender Behandlung in der Hervorbringung von Geschlechtsprodukten versagen.

Nußbaum (7) hat in seiner schon erwähnten Arbeit die Behauptung aufgestellt, daß männliche Hydren durch äußere Einwirkung zu weiblichen umgewandelt werden könnten und umgekehrt; ferner beobachtete er in seinen Aquarien, die anfangs Zwitter enthielten, bei reichlicher Ernährung nur Eibildung; bei schwächerer Fütterung traten ausschließlich Individuen mit Hoden auf. Auch diese auf unzulängliche Versuchsanordnung zurückzuführenden Angaben sind nicht unwidersprochen geblieben, neuerdings noch von seiten Schulze's (10). Nach den verdienstvollen Untersuchungen des letzteren ist anzunehmen, daß sich die alte Streitfrage der vermeintlichen Umwandlung hermaphroditer Hydren in gonochoristische — von durch extreme Lebensbedingungen, z. B. Hungerzustände, hervorgerufenen Sonderfällen abgesehen — nach künftiger gründlicher Durcharbeitung und systematischer Festlegung der Hydren vom Habitus der *grisea* erledigen wird. Die Verwendung eines beobachteten Hermaphroditismus oder Gonochorismus als Artmerkmal ist vorläufig nicht gerechtfertigt. Seitdem R. Hertwig (1) betonte, daß wir hierfür noch zu wenig wüßten, ob die eine oder die andere Geschlechtsform zu den immanenten Artcharakteren gehört oder ob nicht vielleicht jede von ihnen je nach den Lebensbedingungen bei einer und derselben Art vorkommen kann, hat sich wenig geändert. Eine gewisse Ausnahme davon macht höchstens die viel bearbeitete *H. fusca* L. Daß diese Art sich am Individuum und hinsichtlich der Gesamtheit der Knospungsnachkommenschaft eines selbst durch Knospung entstandenen Stammtieres streng gonochoristisch verhält, kann ich, wie vorweggenommen sei, auf Grund von Funden und Kulturversuchen bestätigen. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß auch in der gesamten Nachkommenschaft einer aus dem Ei entstandenen *H. fusca* nur ein Geschlecht vertreten

sei. Versuche, die hierüber Aufklärung schaffen würden – Züchtung vom Ei her bis zur Geschlechtsreife der Nachkommen unter Erhaltung möglichst aller Individuen — liegen bisher nicht vor.

Ausgesprochen ungenügend sind unsre derzeitigen Kenntnisse von dem biologischen Bedingungskomplex der Geschlechtsperioden bei der grünen *Hydra*. Die einzige vorliegende Arbeit bezieht sich auf eine nordamerikanische Form, und ob die Arten des neuen Kontinents, wie es bisher so oft geschehen ist, so ohne weiteres mit unsern einheimischen identifiziert werden können, erscheint sehr fraglich.

Wenn ich nun die Mitteilung meiner Untersuchungen zu dem vorliegenden Thema im folgenden zunächst mit Beobachtungen an frisch im Freien erbeuteten Hydren einleite, so bin ich mir wohl darüber klar, daß dieser Teil nicht viel Neues bringt. Aber einerseits wird über Befunde von wilden geschlechtsreifen Hydren in der Literatur meist nur nebenher und gelegentlich berichtet, wobei dann vielfach die Angabe, ob in einer Kultur oder im Freien beobachtet, an Genauigkeit zu wünschen übrig läßt, und andererseits fehlen ausführlichere Mitteilungen über fortlaufende Beobachtungen an einer und derselben Population noch ganz. Bei den vielen unkontrollierbaren Einflüssen, denen eine im engen Glas gezüchtete Hydrenkultur trotz Beachtung aller Erfahrungen der Aquarienpraxis unterliegt — Einflüssen, die unter natürlichen Verhältnissen nicht im gleichen Maße oder überhaupt nicht einwirken mögen, erscheint eine eingehende Berücksichtigung des Auftretens und des Verlaufes der Geschlechtsperioden in der freien Natur zur Erzielung eines einwandfreien Endergebnisses unbedingt geboten. Das Ergebnis der Untersuchung eines komplizierten biologischen Vorganges wie des in Frage stehenden kann im übrigen nur dann befriedigen, wenn es sich auf möglichst viele, sei es auch unscheinbare, Einzelbeobachtungen stützt.

Unter dem Einfluß des als feststehend betrachteten Dogmas, daß es nur drei oder vier *Hydra*-Arten gäbe, hat man sich bisher im allgemeinen damit begnügt, unter gelegentlicher Kontrollierung der Nesselkapseln nicht grüne Hydren, die keinen scharf gesonderten und histologisch differenzierten Stiel besaßen und einen bestimmten Entstehungsmodus für Knospen und deren Tentakel aufwiesen, auf Grund dieser Merkmale als *Hydra grisea* L. oder *vulgaris* P. zu diagnostizieren. Nachdem nun Schulze (10) wahrscheinlich gemacht hat, daß mehrere verschiedene Arten vom allgemeinen Verhalten und Aussehen dieses Typus existieren, besteht die bedenkliche Möglichkeit, daß ein großer Teil der bisher von der anscheinend einheitlichen *Hydra grisea* = *vulgaris* mitgeteilten Beobachtungen sich in Wirklichkeit auf ein als solches unerkannt gebliebenes Gemisch von verschiedenen Arten bezieht und darum nur bedingte Gültig-

keit besitzt. Aus diesem Grunde möchte ich von der Veröffentlichung meiner älteren *H. grisea*-Funde Abstand nehmen und mich auf die Mitteilung eines unter Benutzung aller zur Verfügung stehender Merkmale sichergestellten Falles beschränken. Bei dem H. *fusca-oligactis*-Material bestanden derartige Bedenken nicht, da ich diese Art sehr häufig auf ihre Nesselkapselverhältnisse untersucht habe, und zudem ein großer Teil der erbeuteten Populationen zu genau beobachten Zählkulturen verwendet wurde. Die Brauer'sche *H. polypus* habe ich bisher nicht gesehn.

Im übrigen werde ich mich künftig an Stelle der bisher mit Rücksicht auf die besprochene Literatur benutzten älteren Nomenklatur der von Schulze (10) neu eingeführten Gattungsnamen bedienen. Daß die drei Gruppen *Hydra*, *Pelmatohydra* und *Chlorohydra* echte, wohl zu unterscheidende Gattungen vorstellen, scheint mir nicht zweifelhaft zu sein; ebensowenig, daß sich die beiden ersteren aus mehreren, bezw. zwei Arten zusammensetzen. Ob die Arten der Gattung *Hydra* so, wie sie jetzt von Schulze umschrieben wurden, beizubehalten sind, ob etwa noch neue hinzukommen, wird sich künftig ergeben. Vorläufig erscheint mir das von der *Hydra oxycnida* P. Sch. 14 vorliegende Material zu dürftig, als daß es die Aufstellung einer besonderen Art rechtfertigte. Über die Weite der Grenzen, innerhalb derer Form und Größe der Nesselkapseln variieren, darüber, wie weit diese unter Einwirkung äußerer Umstände in bestimmtem Sinn, z. B. zunehmende Polabspitzung, vorübergehend abzuändern vermögen, wissen wir noch nichts. Bei der Bedeutung, die den Nesselkapseln für die systematische Unterscheidung zukommt, ist es unbedingt erforderlich, daß für jede neu aufgefundene Form durch Kulturversuche festgestellt wird, ob sie etwas Dauerndes, Spezifisches vorstellt. Solange dieses nicht geschehn ist, läßt sich höchstens von der Wahrscheinlichkeit einer neuen Art sprechen. Für die *H. oxycnida* trifft das aber zu. Die fünf Exemplare, die der Schulze'schen Untersuchung zugrundelagen, nahmen in der Gefangenschaft kein Futter an und blieben nur kurze Zeit am Leben. Daß ihnen die Volventen fehlten, hält Schulze selbst für ein anormales Verhalten. Wenn auch keine Depressionserscheinungen beobachtet wurden, so hat man doch den Eindruck, daß die Polypen krank waren, und es läßt sich so die Möglichkeit, daß lediglich eine durch irgendwelche krankhaften Prozesse veränderte *Hydra vulgaris* oder *attenuata* vorgelegen haben könnte, vorläufig nicht ausschließen.

Das im folgenden mitgeteilte Fundmaterial wurde in allen Fällen dadurch gewonnen, daß Büschel und Triebe von Wasserpflanzen, deren Menge von der Gunst oder Ungunst der Jahreszeit und des Wasserstandes abhing, vom Ufer der betreffenden Gewässer her mit einem Stock aufgefischt und in ein mit dem Originalwasser

gefülltes Gefäß, das zugleich als Beobachtungsglas diente, gebracht wurden. Bei dieser Methode hängt die Anzahl der jeweils erbeuteten Hydren natürlicherweise sehr von Zufälligkeiten ab und gestattet darum nur einen bedingten Rückschluß auf die numerische Ausdehnung der betreffenden Population. In besonderem Maße gilt das für die Wintermonate, wo es bekanntlich vielfach schwer hält, selbst aus Gewässern, die noch im Spätherbst reich bevölkert waren, eine hinreichende Anzahl von Polypen zusammenzubekommen. In solchen Fällen könnte man geneigt sein, ein fast vollständiges Aussterben der Tiere anzunehmen. Zufällig gemachte Funde von oft überraschend vielen Polypen an auf den Boden gesunkenen vermodernden Schilfstücken u. dergl. lassen jedoch gelegentlich erkennen, daß die zu Beginn der kalten Jahreszeit eintretende Dezimierung der Populationen nicht immer derartige Grade erreicht, wie es bei flüchtiger Durchsuchung der Gewässer den Anschein haben könnte. — Fast sämtliche Pflanzenproben wurden, nachdem die Gläser zuhause einige Stunden ruhig gestanden hatten, noch am gleichen Tage genau mit der Lupe durchgesehen; nur bei einigen wenigen ließ sich die Untersuchung erst am nächstfolgenden Tag vornehmen. Soweit darüber Notizen vorliegen, ist im folgenden die Anzahl der jeweils festgestellten Knospen, die ja einen, allerdings bedingten Rückschluß auf die Ernährungsverhältnisse und die Vermehrung der Population zuläßt, mitangegeben. Wo eine solche Angabe fehlt, besagt das nicht, daß keine Knospen vorhanden waren. Die Abkürzung „o. G." (ohne Geschlechtsprodukte) bedeutet, daß am Fangtage weder Eier noch Hoden, noch Entwicklungsstadien von solchen, von der ersten Ektodermverdickung an gerechnet, vorhanden waren. Die Angabe „x Tage beobachtet" besagt, daß entweder der ganze Fang weitergepflegt oder einzelne Individuen desselben zur Erzielung von Nachzucht benutzt wurden, und daß die auf eine dieser beiden Arten gewonnenen Kulturen während des angegebenen Zeitraums fortgeführt und beobachtet wurden. Die Temperaturangaben (Celsius) beziehen sich auf die Wassertemperatur (Feststellung mit Schwimmthermometer).

I. *Pelmatohydra oligactis* (Pallas 1766) = *Hydra fusca* L. 1767.

Verzeichnis der Funde:

1 Langer See südöstl. Berlin, Mai 1913: ca. 25 Individuen o. G.; 310 Tage beobachtet. — 2. Ebendort, Juli 13: 17 Ind. mit insgesamt 13 Kospen, o. G. — 3. Ebendort, Juli 13: 12 Ind. o. G. — 4. Ebendort, September 13: nicht mehr bekannte Anzahl o. G. — 5. Ebendort, 20. 10. 13: 32 Ind. mit insgesamt 13 Knospen, o. G.: 66 Tage beobachtet. — 6. Ebendort, Juni 14: viele Ind. o. G.: pro 1 Ind. 0,81 Knospen; 8 Tage beobachtet. — 7. Große Krampe

südöstl. Berlin, Juli 13: mehrere Ind. o. G. — 8. Heidekampgraben bei Treptow, 28. 2. 14: nicht mehr bekannte Anzahl o. G. — 9. Ebendort, März 14: wie Nr. 8 — 10. Ebendort, Ende März 14: wie Nr. 8. — 11. Ebendort, Mai 14: zahlreiche Ind. o. G.; pro 1 Ind. 1.4 Knospen; 35 Tage beobachtet. — 12. Ebendort, Ende Mai 14: viele Ind. o. G. — 13. Elbe bei Wittenberg, April 14: 5 Ind. ohne Knospen, o. G.; 23 Tage beobachtet. — 14. Wiesengraben bei Berlin, Mai 14: 1 Ind. ohne Knospe, o. G. — 15. Ebendort, Juni 14: viele Ind. o. G. — 16. Ebendort, Juli 14: 2 Ind. o. G. — 17. Sumter See bei Berlin, Juni 14: 10 Ind. mit Knospen, o. G.; 14 Tage beobachtet. — 18. Katharinensee bei Berlin, Juni 14: 20 Ind. mit insgesamt 20 Knospen, o. G.; 30 Tage beobachtet. — 19. Wiesengraben bei Konflans (Französisch-Lothringen), 5. 4. 15: 1 Ind. ohne Knospe, o. G. — 20. Ebendort, August 15: 9 Ind.; bei einem 1 Knospe: o. G. — 21. Ebendort, September 15: 6 Ind. ohne Knospen, o. G.; 80 Tage beobachtet. — 22. Weiher bei Wittenberg, August 15: viele Ind. o. G.; mehrere Tage beobachtet. — 23. Ebendort, August 15: viele Ind. o. G.; pro 1 Ind. 0.85 Knospen; mehrere Tage beobachtet. — 24. Ebendort, August 15: 2 Ind mit insgesamt 2 Knospen, o. G. — 25. Ebendort, August 16: 1 Ind. ohne Knospe, o. G. — 26. Waldweiher bei Konflans, Juli 16: wie Nr. 25.

Nr. 27—62 beziehen sich sämtlich auf eine und dieselbe kurze Uferstrecke der Orne bei Konflans — 27. 11. 10. 15: 15° C.; mehr als 8 Ind.; pro 1 Ind. 0.38 Knospen; o. G.; 8 Tage beobachtet. — 28. 14. 10. 15: 14.5°; 20—30 Ind. mit wenigen Knospen, o. G.; — 21 Tage beobachtet. — 29. 20. 10. 15: 10.5°; 20—30 Ind. mit Knospen; 1 Ind. mit Hodenanlagen, die übrigen o. G. — 30. 22. 10. 15: 11°; 36 Ind. mit insgesamt 16 Knospen, o. G.; 7 Tage beobachtet. 31. 27. 10. 15: 8°; 25 Ind. mit Knospen; bei 3 Ind. Hodenanlagen, die übrigen 22 o. G.; 9 Tage beobachtet. — 32. 30. 10. 15: 9°; 20 Ind. mit Knospen; 1 Ind. mit Hodenanlagen, 1 mit Hoden, die übrigen 18 o. G.; 3 Tage beobachtet. — 33. 4. 11. 15.: 8.5°; 29 Ind. mit insgesamt 7 Knospen; 3 Ind. mit Hodenanlagen, 1 mit Hoden, 1 mit 1 Ei, die übrigen 24 Ind. o. G.; 3 Tage beobachtet. — 34. 7. 11. 15: 6.5°; 15 Ind. mit insgesamt 11 Knospen, o. G.; 6 Tage beobachtet. — 35. 10. 11. 15: 7.9°; 3 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G.; 3 Tage beobachtet. — 36. 12. 11. 15: 7°; 6 Ind. mit insgesamt 6 Knospen, o. G. — 37. 13. 11. 15: 7°; 29 Ind. mit insgesamt 17 Knospen, o. G.; 5 Tage beobachtet. — 38. 15. 11. 15: 5°; 9 Ind. mit insgesamt 8 Knospen, o. G.; 7 Tage beobachtet. 39. 20. 11. 15: 3°; 11 Ind. mit insgesamt 4 Knospen, o. G. — 40. 26. 11. 15: 2°; 8 Ind. mit insgesamt 5 Knospen, o. G. — 41. 2. 12. 15: 4°; 3 Ind. mit insgesamt 1 Knospe, o. G. — 42. 19. 12. 15: 2.5°; 1 Ind. ohne Knospe, o. G. — 43. 28. 1. 16: 7°; 4 Ind., davon 1 mit 4 Knospen, o. G.; 22 Tage beobachtet.

44. 6. 4. 16: 15°; 1 Ind. mit 2 Knospen, o. G.: 26 Tage beobachtet. — 45. 2. 5. 16: 16.5°; 1 Ind. mit 2 Knospen, o. G. — 46. 14. 5. 16: 2 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G. 47. 21. 5. 16: 21°; zahlreiche Ind. o. G.; pro 1 Ind. 1.8 Knospen; 11 Tage beobachtet. — 48. 20. 6. 16: 11 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G.; 8 Tage beobachtet. — 49. 26. 6. 16: 6 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G.: 8 Tage beobachtet. — 50. 5. 7. 16: 8 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G. — 51. 10. 7. 16: 11 Ind. mit insgesamt 8 Knospen, o. G.; 5 Tage beobachtet. — 52. 22. 7. 16: 16 Ind. o. G. — 53. 24. 7. 16: 3 Ind. ohne Knopsen, o. G. — 54. 29. 7. 16: 5 Ind. mit insgesamt 3 Knospen, o. G. 55. 15. 9 16: 8 Ind. o. G.: 12 Tage beobachtet. — 56. 28. 9. 16: 15°; 6 Ind. mit insgesamt 3 Knospen, o. G. — 57. 2. 10. 16: 12.5°; 6 Ind. mit insgesamt 2 Knospen, o. G.; 9 Tage beobachtet. — 58. 14. 10. 16; 14°; 6 Ind. mit insgesamt 2 Knospen: 1 Ind. mit Hodenanlagen, die übrigen 5 o G.; lange beobachtet. — 59. 17. 10. 16: 10.4°; 7 Ind. mit insgesamt 3 Knospen, o. G. — 60. 22. 10. 16: 5°; 1 Ind. ohne Knospe, o. G. — 61. 25. 10. 16: 7°; 2 Ind. ohne Knospe, o. G. — 62. 2. 11. 16: 3 Ind. ohne Knospe, o. G.

Leider ließ sich die auf die Orne bezügliche Beobachtungsreihe vom Dezember 15 ab infolge verschiedener ungünstiger Umstände nicht mehr mit einem gleich großen Fundmaterial wie anfangs fortsetzen. Das lag weniger an der winterlichen Dezimierung der Population — auch im Sommer 16 war die Ausbeute durchweg dürftig — als an Veränderungen im Wasserhaushalt des Flusses. Derselbe hatte nach dem trockenen Sommer 15 bei niedrigstem Wasserstand in seinen Uferbuchten ein fast weiherartig reiches Tier- und Pflanzenleben entstehen lassen, das von der sanften Strömung kaum beeinträchtigt wurde. Infolge der Niederschläge des Winters und des regenreichen Sommers 16 waren vom Dezember 15 ab die Verhältnisse wesentlich anders geworden, der Wasserstand höher, die Strömung stark und die Wasserpflanzen heftig umfließend. Dazu kamen noch einige Hochwasser. So hielt es geradezu schwer, auch nur einige wenige Polypen zu finden, indem zahlreiche Proben von Pflanzen sie gänzlich vermissen ließen. Immerhin gelang es aber, am 14. 10. 16 wenigstens eine *oligactis* mit Hodenanlagen und somit den Schluß des vom Herbst 15 her verfolgten Jahreszyklus festzustellen.

Auch die Nummern 63—70 geben eine fortlaufende Reihe von Beobachtungen an einer *Pelmatohydra oligactis*-Population wieder. Die acht Funde stammen alle von einer und derselben kurzen Uferstrecke eines weiherartig veränderten Altwassers des Rupt de Mad in Franz.-Lothringen. — 63. 21. 8. 17: 13 Ind., davon 1 mit 1 Knospe, alle o. G. — 64. 28. 9. 17: 15°: 10 Ind. mit insgesamt 3 Knospen, alle o. G. — 65. 3. 10. 17: 48 Ind. mit insgesamt 5 Knospen.

Bei 1 Ind. war das Ektoderm an einer, bei einem anderen an mehreren Stellen des Magenteils kuppenförmig leicht verdickt; ein drittes Ind. wies an der Stielkörpergrenze eine umschriebene Ektodermverdickung auf. Also 3 Ind. mit Hodenanlagen; die übrigen 45 o. G. — 66. 7. 10. 17: 9°; 26 Ind. mit insgesamt 2 Knospen. Bei 1 Ind. ist das Ektoderm etwas oralwärts der Stielkörpergrenze an zwei Stellen flachbucklig verdickt; bei einem anderen weist der Magenteil an seinen kaudalen zwei Dritteln mehrere flachbucklige ineinander konfluierende glatte Ektodermverdickungen auf. Also 2 Ind. mit Hodenanlagen; die übrigen 24 o. G. — 67. 17. 10. 17: 7°; 16 Ind. ohne Knospen. Bei 3 Ind. leichte bucklige, in der Kontur wellenförmige Verdickung des Ektoderms in den kaudalen zwei Dritteln bezw. der Hälfte des Magenteils; bei einem anderen kaudale zwei Drittel des Magenektoderms leicht diffus geschwollen (= a); bei einem fünften Ind. Ektoderm im Bereich der kaudalen zwei Drittel des Magenteils in vier übereinander liegenden Etagen bucklig verdickt (= Y, s. w. u.). Also 4 Ind. mit Hodenanlagen und 1 mit beginnender Eibildung (letzteres = a); die übrigen 11 o. G. — 68. 25. 10. 17: 31 Ind. mit insgesamt 13 Knospen. Bei 2 Ind. Magenektoderm nahe der Stielkörpergrenze, bezw. in den kaudalen fünf Siebenteln des Magens verdickt; bei 3 Ind. kaudale zwei Drittel des Magenteiles durch Ektodermwucherung kolbig verdickt; bei einem anderen desgleichen, außerdem aber auf dem polsterartig verdickten Ektoderm 2 runde Eier von ca. 0.4 mm Durchmesser; bei einem dem vorhergehenden ähnlichen Ind. mehrere kleine zerfließende Eier; bei einem achten ebensolchen 4 Eier von 0.45—0.55 mm Durchmesser (= X, s. w. u.). Also 8 geschlechtsreife Weibchen in verschiedenen Stadien der Eibildung; die übrigen 23 Ind. o. G. — 69. 12. und 15. 11. 17: 7°; zusammen 20 Ind. mit insgesamt 10 Knospen. Bei 1 Ind. nahe der Stielkörpergrenze, um die Magenmitte und an der Grenze des oralen Drittels je eine kleine ziemlich flache bucklige Ektodermwucherung. Also 1 Ind. mit Hoden, die wahrscheinlich in Rückbildung begriffen sind; die übrigen 19 Ind. o. G. — 70. 19. 11. 17: 35 Ind. mit insgesamt 8 Knospen. Bei 1 Ind. Ektoderm der kaudalen Hälfte des Magenteils stark verdickt; desgleichen bei einem anderen, das 2 sich ungefähr gegenüber stehende Eier von 0.4 bezw. 0.5 mm Durchmesser aufweist. Zwei andere Weibchen mit 2 (= Z, s. w. u.), bezw. 4 Eiern sind im Begriff, diese anzukleben, von bauchig-flaschenförmiger Gestalt. Ein fünftes Ind. ist langgestreckt, schlauchförmig, von grauer Färbung; Tentakel kurz, kümmerlich. Über das ganze Tier verteilt einzelne zarte Höckerchen auf dem sonst nicht verdickten Ektoderm. Also 1 Männchen mit in Rückbildung begriffenen Hoden und 4 geschlechtsreife Weibchen; die übrigen 30 Ind. o. G.

Über einige Funde aus der (71) Spree bei Treptow (Sommer-

monate 1913) und dem (72) Heidekamgraben (Februar—Juli 14), die nur Ind. o. G. aufwiesen, liegen keine Notizen mehr vor.

Wie die Übersicht erkennen läßt, wurde *Pelmatohydra oligactis* mit Hoden oder Eiern oder Entwicklungsstadien von solchen selten, und in Übereinstimmung mit den Resultaten der Münchener Versuche nur bei kühler Wassertemperatur gefunden. In der Orne wurde 1915 das erste geschlechtsreife Exemplar festgestellt, als die Temperatur des Wassers auf 10.5° herabgesunken war. Die relativ hohe Temperatur von 14° bei Eintritt der Geschlechtsperiode im Jahre 1916 bedeutete nur eine vorübergehende Erwärmung des Wassers, da bereits 12 Tage vorher 12.5° und 3 Tage später 10.4° gemessen wurde. Vom ersten Auftreten geschlechtsreifer *oligactis* im Altwasser des Mad 1917 fehlt leider die Angabe der zugehörigen Wassertemperatur; da diese aber 5 Tage vorher 15° und 4 Tage später 9° betrug, darf mit Sicherheit angenommen werden, daß sie zu jenem Zeitpunkt den in den beiden Vorjahren in der Orne bei Beginn der Geschlechtsperiode festgestellten Temperaturverhältnissen entsprach. Die niedrigste Temperatur, bei der geschlechtsreife Exemplare gefunden wurden, betrug hier 7°; in der Orne wurden sie vermißt, nachdem die Temperatur unter 8.5° gesunken war. Die obere und untere Grenze der für die Bildung von Hoden und Eiern bei *oligactis* erforderlichen Temperatur, die von Frischholz (3) mit ca. 10° C. angegeben wurde, unterliegt gewissen Schwankungen. So berichtet Schulze (10) von männlichen *oligactis*, die im Zimmeraquarium ohne besondere Abkühlung schon bei 11° im Wasser, 20° in der Luft geschlechtsreif wurden.

Erwähnt sei, daß nicht selten neben geschlechtsreifen *oligactis* im gleichen Fang Polypen vom Habitus der *grisea-vulgaris*, die dann stets ohne Geschlechtsprodukte waren, gefunden wurden, und umgekehrt; letzteres war z. B. bei Nr. 18 der Fall. Gleichzeitige Geschlechtsreife bei beiden Formen wurde niemals festgestellt.

Da die für die Bildung von Geschlechtsprodukten erforderlichen Temperaturgrade außer im Herbst bei Eintritt der Kälte auch gelegentlich der Frühjahrserwärmung der Gewässer, also zweimal in einem Jahreszyklus passiert werden, scheint mir die Tatsache, daß Hoden und Eier und deren Vorstufen nur in unmittelbarem zeitlichen Anschluß an das Eintreten kühlerer Wassertemperaturen im Herbst beobachtet wurden, nicht unwichtig zu sein. Leider war es mir aus den schon angeführten Gründen trotz vieler Bemühungen nicht möglich, im Frühjahr 16 aus der Orne hinreichendes *oligactis*-Material zu erlangen. Die Ausgang Winter und im Frühjahr im Heidekampgraben (Nr. 8—10, 72) gefundenen Exemplare waren sämtlich steril. Sollte sich diese Beobachtung — in der Literatur liegen keine sicheren gegenteiligen Angaben vor — als allgemeingültig herausstellen, sollte also, wie es den Anschein hat, *Pelmato-*

hydra oligactis im Freien bei uns nur im Herbst und Anfang Winter, nicht dagegen auch im Frühjahr geschlechtsreif werden, so hätten wir hierin einen beachtenswerten Hinweis darauf zu erblicken, daß der Bedingungskomplex für das Auftreten von Geschlechtsprodukten mit dem einfachen Vorhandensein einer bestimmten Temperaturlage noch nicht gegeben ist. Welche sonstigen Bedingungen erfüllt sein müssen, ist, da entsprechende Versuche bisher nicht vorliegen, schwer zu sagen. Ich gedenke später auf diese Frage zurückzukommen. — Daß die Geschlechtsreife — etwa in Nachwirkung eines historischen Momentes — absolut an eine bestimmte Jahreszeit, eben den Herbst, gebunden wäre, ist nicht anzunehmen. Koch (5) erzielte auch im März, April und Mai bei der von ihm gezüchteten *oligactis* Geschlechtsprodukte. Wenn Weltner (11) berichtet, daß sie bei seiner *Hydra monoecia* (= *oligactis*) erst im Herbst, vor dieser Zeit im Aquarium jedoch weder bei starker Fütterung noch bei Abkühlung des Wassers auf 4° C. und weniger aufgetreten seien, so lag diese scheinbare Sterilität während der Sommermonate wohl in der reichlich niedrigen Temperatur begründet. Auch Downing (12) ist der Ansicht, daß die Geschlechtsreife der Hydren an eine bestimmte Jahreszeit gebunden sei; merkwürdigerweise scheint er damit aber den Frühling zu meinen. Alle vier Arten sollen gleichzeitig Geschlechtsprodukte erzeugen. Schon oben wurde auf die Bedenklichkeit einer nicht auf gründliche anatomische und biologische Untersuchungen basierenden Identifizierung der amerikanischen *Hydra*-Arten mit den einheimischen hingewiesen.

Da im Freien im allgemeinen gleichzeitig mit dem Sinken der Wassertemperatur eine starke Abnahme der für die Ernährung der Hydren wichtigen Beutetiere einsetzt, können Beobachtungen wie die vorliegenden zur Entscheidung der übrigens kaum mehr strittigen Frage, ob außer der kühlen Temperatur auch Schwankungen in der Nahrungsaufnahme oder diese allein als auslösende Ursache der Geschlechtsreife in Betracht kommen, nicht beitragen. Im übrigen würden einer derartigen Untersuchung auch rein technische Schwierigkeiten entgegenstehen. Die herbstliche Abnahme der Kladozeren, die gewiß für den Stoffhaushalt der Hydren von großer Bedeutung sind, läßt sich zwar numerisch erfassen. Den im Pflanzengewirr sitzenden Hydren steht jedoch außer diesen noch eine unkontrollierbare und im Herbst jedenfalls kaum abnehmende Menge von anderen Kleintieren (Stylarien, Mückenlarven, Kopepoden u.a.) zu Gebote. Das tatsächliche Maß der Nahrungsaufnahme im Herbst und Winter ist schwer zu beurteilen. Wenn man die relativ hohe Knospenzahl pro Individuum, die man selbst im kalten Winter gar nicht so selten feststellen kann, in Erwägung zieht, sollte man glauben, daß die Ernährungsverhältnisse nicht so schlecht seien, wie es bei oberflächlicher Betrachtung der Gewässer zunächst den

Anschein hat. Aber die Anzahl der Knospen, die bei kühler Temperatur länger auf dem Muttertier verbleiben, kann für derartige Schlußfolgerungen nicht ohne weiteres benutzt werden. Nimmt man z. B. an, daß in einer Population im Sommer bei guter Ernährung und warmer Temperatur jedes selbständige Individuum alle 2 Tage eine Knospe bildete, die sich nach je 4 Tagen ablöste und darauf nach 2 Tagen ihrerseits die erste Knospe entstehen ließe, so braucht sich das jeweils festzustellende Verhältnis der gesamten Anzahl der Knospen zu derjenigen der Individuen nicht zu ändern, wenn im Herbst bei schlechteren Ernährungsverhältnissen nur jeden vierten Tag eine Knospe produziert würde, die sich infolge der kühleren Temperatur erst nach 8 Tagen ablöste. Wie eine Berechnung zeigt, könnte die in einem solchen Fall, dessen wirkliches Vorkommen wohl denkbar wäre, jeweils festgestellte Knospenrate trotz enormer Unterschiede, die im Gesamtstoffwechsel der Population und in der Anzahl der neu gebildeten Individuen hier und dort beständen, nur in engsten Grenzen schwanken.

Wie die Übersicht ferner erkennen läßt, waren sämtliche geschlechtsreifen *oligactis*, die gefunden wurden, gonochoristisch; auch in den von einem Teil der Fänge angelegten Kulturen wurden niemals hermaphrodite Exemplare beobachtet. Bemerkenswert scheint mir die Tatsache, daß sowohl 1915 in der Orne als auch 1917 im Altwasser des Mad die männlichen *oligactis* früher als die weiblichen geschlechtsreif wurden, d. h. die Hodenentwicklung bei den Männchen setzte zu einem früheren Termin ein als die Eibildung bei den Weibchen. Der zeitliche Unterschied zwischen den erstmaligen Feststellungen der beiden gereiften Geschlechter betrug hier wie dort 14 Tage. Für die Orne leisten die kurzen Zwischenräume zwischen den einzelnen Fängen vom 11. 10. 15 bis 4. 11. 15 wie auch die Anzahl der erbeuteten Hydren genügende Gewähr, daß nicht schon vor dem 4. 11. geschlechtsreife Weibchen vorhanden waren, die durch Zufall der Beobachtung entgingen. Weibchen sind in den Fängen vor dem 4. 11. jedenfalls vorhanden gewesen; sie waren nur noch nicht geschlechtsreif. Bezeichnend ist in dieser Hinsicht, daß in dem als Kultur bei kühler Temperatur gehaltenen Fang vom 22. 10. (Nr. 30), der aus dem rein „männlichen" ersten Teil der ganzen Geschlechtsperiode stammte, nach 7 Tagen bei einem Individuum Eibildung eintrat. In dem Altwasser des Mad nahm die Geschlechtsperiode einen gleichen Verlauf, doch sind die an dieser Population gemachten Feststellungen wegen der größeren Zeitabstände zwischen den Fängen nicht so überzeugend wie dort. Daß am 3. 10. 17 und 7. 10. 17 noch keine geschlechtsreifen Weibchen in dem Gewässer vorhanden waren, kann in Anbetracht der Anzahl der gefangenen Hydren wohl angenommen werden. Es wäre sonst ein eigenartiger Zufall gewesen, wenn sich unter den 74 Individuen der Fänge vom 3. und 7. 10. kein geschlechtsreifes

Weibchen gefunden hätte, wo doch in den späteren Fängen unter 102 Individuen deren 13 festgestellt wurden. Bezeichnend sind auch die numerischen Verhältnisse: am 3. 10. sind 6.25% geschlechtsreife Männchen vorhanden, am 7. 10. 7.7%; am 17. 10. 25% Männchen und 6.25% geschlechtsreife Weibchen; am 25. 10. kein geschlechtsreifes Männchen, aber 25.8% geschlechtsreife Weibchen. Auch Schulze (10) berichtet von einer gemischten Kultur, in der bei 10° C. zunächst Hodenbildung und erst 8 Tage später Eibildung einsetzte. Somit dürfte wohl feststehen, daß in einer Population von *Pelmatohydra oligactis* die Männchen früher geschlechtsreif werden als die Weibchen.

Krapfenbauer (2), Frischholz (3) und Koch (5) machten bei ihren Versuchen die Erfahrung, daß bei weitem häufiger Männchen als Weibchen vorkommen. Ich glaube diese Beobachtung auf Grund meiner Funde und Kulturversuche bestätigen zu können. In dem Ornematerial wie in den von ihm hergeleiteten Kulturen war der numerische Unterschied zwischen den Vertretern der beiden Geschlechter sehr deutlich. Daß im Altwasser des Mad auf die 13 beobachteten Weibchen nur 11 Männchen kamen, lag womöglich daran, daß die ausschlaggebenden 8 Weibchen vom 25. 10. 17 (Nr. 68) vielleicht zufällig von derselben Pflanzengruppe erbeutet wurden und als Knospen von einem gemeinsamen Muttertier stammten. Womöglich spielt auch der Umstand eine Rolle, daß das Fundmaterial von der zweiten Hälfte der Geschlechtsperiode, nach dem Auftreten des ersten geschlechtsreifen Weibchens, verhältnismäßig größer als dasjenige von der ersten rein „männlichen" Hälfte war. In der schon erwähnten Kultur von Schulze (10) waren die Männchen ebenfalls in der Überzahl.

Bereits eingangs wurde der Tatsache, daß in Kulturen stets nur ein Teil der Individuen geschlechtsreif wird, wie auch einiger möglicher Ursachen dieser Erscheinung, Erwähnung getan. Der Prozentsatz der jeweils geschlechtsreif angetroffenen *oligactis* (Männchen + Weibchen) betrug in der Orne 4—17.3% und im Altwasser des Mad 5—31%. Wenn nun auch in Betracht gezogen werden muß, daß sich unter den geschlechtlich sterilen Individuen der ersten Fänge aus einer Geschlechtsperiode solche befinden können, die erst später geschlechtsreif geworden wären, und in den letzten Fängen solche, deren Hoden wieder verschwunden sein mögen, so behält man doch den deutlichen Eindruck, daß im Freien der größte Teil einer Population geschlechtlich steril bleibt. Die Ursache dieser Erscheinung kann wohl nur experimentell festgestellt werden. Wenn die prozentuale Anzahl der geschlechtsreif gewordenen Individuen in der Orne und im Altwasser des Mad stark differiert, so findet nach den Münchener Erfahrungen an Futter- und Hungerkulturen dieser Umstand in dem so verschiedenen biologischen Milieu der beiden Fundplätze seine Erklärung: hier das

weiherartige stille Gewässer mit bedeutender Kladozerenentwicklung im August und September — dort ein, wenn auch damals träge fließender Fluß, an dessen Ufern den Hydren außer spärlichen *Simocephalus retulus* nur Kopepoden, Stylarien und Insektenlarven zur Verfügung standen.

Meine Mitteilungen über den Ablauf der Geschlechtsperiode am einzelnen Individuum möchte ich vorläufig auf folgendes beschränken: die Hoden stellten bei den Männchen aus dem Altwasser des Mad im ausgebildeten Zustand Kugelsegmente dar, erreichten in einzelnen Fällen aber auch Halbkugelgröße. Eine eigentliche Zitze fehlte stets; doch hob sich an der prominentesten Stelle bisweilen ein kleines sehr flaches Bläschen ab. Bei dem Männchen Y vom Fang Nr. 67, das vom 17. 10 bis 2. 11. beobachtet wurde, nahm die Zahl der Hoden allmählich zu, indem sowohl — und zwar hier zunächst — nach dem Kopfende zu bis kurz unterhalb der Tentakel als auch am aboralen Körperende, sich an die schon vorhandenen dicht anschließend, ständig neue Hoden auftraten und allmählich zur vollen Größe heranwuchsen, indes die älteren kleiner wurden und mit der Zeit abflachten. Am 24. 10. waren 15 Hoden vorhanden. Mit der Zunahme der Hoden am aboralen Ende verschwand allmählich der charakteristische *oligactis*-Stiel; am 30 10. stellte der Polyp einen fast zylindrischen dünnen Schlauch vor, dessen braunes Entoderm bis zur Fußplatte reichte. Das Tier war damals bis auf ein kurzes Stück unterhalb der Tentakel gleichmäßig mit einer großen Anzahl von Hoden besetzt, deren tiefster bis fast an die Fußplatte reichte. Bei den von Schulze (10) beobachteten Männchen blieb dagegen der Stiel erhalten und frei. Ich möchte deshalb betonen, daß ich obiges Verhalten auch an einer aus der Orne erbeuteten *oligactis* festgestellt habe.

Die größte Anzahl der an einem Weibchen beobachteten Eier betrug 5. Sie waren stets kugelrund, im ausgebildeten Zustand (befruchtet?) von blasser bräunlicher Hornfarbe und höckriger Oberfläche. Die charakteristische Eiablage wurde an Exemplaren aus der Orne und dem Altwasser des Mad beobachtet. Bei dem am 25. 10. erbeuteten Weibchen x mit 4 Eiern war der am Fangtage noch unveränderte Stiel am 28. 10. deutlich verkürzt und verdickt. Zugleich bestand eine weiterhin noch ständig zunehmende erhebliche Verdickung der unteren Hälfte bis zwei Drittel des Magenteils, dessen Ektoderm gleichmäßig stark geschwollen war. Am 31. 10. hatte das Tier bei unveränderter oraler Körperhälfte die Gestalt einer dickbauchigen Flasche angenommen, die mit breiter Basis der Unterlage (Potamogetonblatt) aufsaß. Der Stiel war gänzlich verschwunden. Auf diesem Blatt blieb es vom 29. 10. bis 2. 11., wo die Beobachtung wegen Zerfalls der Eier abgebrochen werden mußte, sitzen, nachdem es in den vorhergehenden

Tagen unruhig umhergewandert war. Dieses Umherwandern, das den Eindruck eines Suchens nach einem zur Eiablage geeigneten Platz hervorruft, wurde auch an einem Weibchen aus der Orne beobachtet. — Bei allen im „Wochenbett" befindlichen Weibchen fiel eine dunkle, schwärzliche Verfärbung des Entoderms der unteren Magenhälfte im Stadium der flaschenförmigen Verdickung auf. Ob diese wieder vorübergehende Umfärbung durch Vermehrung oder Verfärbung der braunen Entodermschollen zustandekommt. — ob die Verdickung des unteren Magenteils eine Auftreibung seines Hohlraumes oder Wucherung des Entoderms bedeutet, konnte ich nicht feststellen. Jedenfalls habe ich den Eindruck gewonnen, daß es sich bei der flaschenförmigen Umgestaltung nicht um eine einfache Kontraktion des Muttertieres, wie sie Laurent (8) und Brauer (9) annahmen, handeln kann. Etwa die orale Hälfte des Polypen bleibt im ganzen unverändert; nur werden die Tentakel dünner und kürzer. — Das Ektoderm hat anscheinend nicht stets, wie beim Weibchen x, an der Auftreibung der unteren Magenhälfte Anteil; bei Z vom Fang Nr. 69 war es jedenfalls überall normal dick. Z befand sich, als es am 19. 11. gefangen wurde, bereits im Stadium der flaschenförmigen Umgestaltung. Es blieb bis zum 30. 11., wo es sein Wochenbett unter Hinterlassung vom zwei angeklebten Eiern verlassen hatte, stets auf der gleichen Blattstelle sitzen. Vom 23. 11. ab hellte sich die schwärzliche Färbung des unteren Magenentoderms allmählich auf. Die zunächst sehr zarten und kurzen Tentakel hatten vor Beendigung der Eiablage wieder an Länge und Dicke zugenommen. Leider ließ sich das fortgewanderte Tier im Pflanzengewirr des Glases nicht wiederfinden. Die beiden angeklebten Eier waren übrigens verschieden groß; ihre Durchmesser verhielten sich etwa wie 7 : 9.

II. *Hydra attenuata* (Pallas 1766).

[Im Sinne von Schulze (10), nicht von Toppe (18)].

Aus den bereits angeführten Gründen möchte ich mich bezüglich meiner bisherigen Beobachtungen an geschlechtsreifen Hydren vom *grisea* L.- *vulgaris* P.-Typus auf die Mitteilung folgender Beobachtungsreihe beschränken. Die betreffenden Tiere entsprachen in ihrem anatomischen und biologischen Verhalten der von Schulze (10) neu umgrenzten Art *Hydra attenuata* P. Der genannte Autor hatte die Freundlichkeit einige ihm eingesandte Exemplare zu untersuchen; er bestätigte ihre Zugehörigkeit zu der genannten Art. Ob die Unterscheidung der *attenuata* P. im Sinne von Schulze als eigener Art von der *vulgaris* P. berechtigt ist — ob also Gonochorismus, mammaförmiger Hoden, kurzgabelstachliges Ei hier, Hermaphroditismus, glockenförmiger Hoden, langgabelstachliges Ei dort u. s. w. wirklich immanente Artcharaktere sind und nicht etwa je nach den äußeren Lebensbedingungen verschiedene Erscheinungsformen

einer und derselben Art vorstellen, bedarf noch der Klärung. Man muß jedoch zugestehen, daß man auf Grund der sorgfältigen Untersuchungen Schulze's den Eindruck des tatsächlichen Bestehens zweier Arten gewinnt.

Orne bei Konflans, 1916. 73. August: 15 Individuen mit insgesamt 13 Knospen. 74. September: 4 Ind. mit insgesamt 1 Knospe. 75. wie Nr. 74: viele Ind. 76. wie Nr. 74: 18 Ind. 77. wie Nr. 74: 2 Ind. 78. Oktober: 3 Ind. 79. wie Nr. 78: 3 Ind. 80. wie Nr. 78: 3 Ind. mit insgesamt 2 Knospen. 81. wie Nr. 78: 2 Ind. 82. November: 1 Ind. — Sämtliche Individuen in den Fängen 73—82 waren o. G.

Von den am 24. 8. 16 erbeuteten 15 Individuen wurde eins isoliert und bei Zimmertemperatur in einem Glase, das stets reichliche Mengen von *Simocephalus* enthielt, zur Erzielung von Nachzucht weitergepflegt. — 9. 9. 16: 4 Ind. vorhanden. Beim Stammtier vor einigen Tagen bedeutende Verdickung des Ektoderms, heute 1 fertiges Ei. — 21. 9.: 5 Ind., von denen 2 entfernt werden. Das Ei ist inzwischen zerflossen. — 23. 9.: 4 Ind. vorhanden. — 5. 10.: Bei einem Ind. mächtige Ektodermwucherung um die Körpermitte. — 9. 10.: Bei obigem Ind. 1 fertiges Ei. — 12. 10: Ei zerflossen. — 22. 10.: 4 Ind. Hoden bisher nicht beobachtet.

Die vorliegenden wenigen Beobachtungen sollen lediglich einen Beitrag zur Biologie der *attenuata* liefern. Die kleine Kultur, in der zwei geschlechtsreife Weibchen auftraten, war stets mit reichlichen Mengen Futter versehen, das auch gut aufgenommen wurde. Die beiden Geschlechtstiere waren gonochoristisch und die Kultur verhielt sich ebenso als reine Linie betrachtet. Ein gleiches Verhalten stellte Koch (5) bei seinen *grisea*-Kulturen fest. Mit Recht beschränkt er sich aber auf die schon zitierte Schlußfolgerung. Denn ob eine aus gonochoristischen Individuen bestehende Knospungsnachkommenschaft als Ganzes zusammengefaßt ihrerseits auch stets nur eine Geschlechtsart aufweist, bleibt fraglich. Auf Nußbaums (7) Arbeit wurde eingangs hingewiesen. Hanel (6) beobachtete neben gonochoristischen Individuen aus gonochoristischen, d. h. nur ein Geschlecht vertretenden, reinen Linien, auch hermephrodite reine Linien.

Das anatomische und biologische Verhalten war bei den frisch gefangenen und den kultivierten Tieren das gleiche. Die Färbung wechselte von Hellgrau über Gelblich-Orange bis Dunkelbraun, wobei das aborale Ende, besonders an Exemplaren, die Knospen erzeugt hatten, wesentlich heller als der übrige Körper war. Nur gelegentlich konnte die von Schulze (10) als für *attenuata* charakteristisch angegebene Verdickung und schwache hakenförmige Krümmung des aboralen Körperendes festgestellt werden. Im übrigen war die Körperform sehr wechselnd; bisweilen fand sich dicht unterhalb der Knospungszone eine Verjüngung des Körpers mit

Absetzung gegen das Fußende zu, wie sie in stärkerer Ausbildung bei der *oligactis* die Regel bildet. Die Tentakel waren von auffallender Dehnbarkeit, gelegentlich wie diejenigen von *oligactis* von den fast unmerklichen Strömungen im Wasser weit mit fortgezogen und geschlängelt oder gekräuselt. Die Eipolster waren in beiden erwähnten Fällen sehr groß. Die Maße der überlebenden Penetrantes betrugen im Mittel 15.2 μ für die Länge und 12.8 μ für die größte Breite — der Volventes 8.5 bezw. 6.2 μ. Die großen Glutinantes waren ausgesprochen zylindrisch, 12.7 μ lang, 5.7 μ breit und ließen in ihrem Inneren nahe dem freien Polende 4—4$^1/_2$ Querwindungen, in den übrigen drei Fünfteln ein Knäuel erkennen. Die Nesselbatterien auf den Tentakeln setzten sich aus einer meist zentral gelegenen Penetrans — seltener 2 oder 3 — und 6—12 sie kranzförmig umgebenden Volventes zusammen. Zwischen die letzteren war für gewöhnlich nur eine große Glutinans eingefügt. Kleine habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

III. *Chlorohydra viridissima* (Pallas 1766).

Verzeichnis der Funde: 83. *Chlorohydra viridissima* wurde an Pflanzen aus einem Wiesengraben nördlich Berlin im August 13 in einigen und 84. Ende Mai 14 in mehreren hier wie dort recht kleinen Exemplaren, die sämtlich o. G. waren, festgestellt. Von Nr. 84 besaßen einige Individuen Knospen. — 85. Unter etwa 20 ebendort im Juni 14 erbeuteten reichlich mit Knospen versehenen Individuen wiesen zwei Hoden auf; die übrigen waren o. G. Eier wurden auch bei weiterer Beobachtung dieses Fanges zuhause nicht beobachtet. 86.—90. An fünf Pflanzenproben, die von Mitte Mai bis Ende Juni 16 einem kleinen moosdurchwucherten sumpfigen Waldtümpel im Franz.-Lothringen entnommen wurden, fanden sich insgesamt 33 *viridissima* mit zusammen 4 Knospen. Hiervon wiesen 12 Individuen nur Hoden, 3 Hoden und je eine Eianlage, 3 Hoden und je ein fertiges Ei auf; die übrigen 15 waren o. G. Die Anzahl der auf das orale Drittel bis zwei Fünftel beschränkten Hoden betrug 2—4, meistens 4; sie waren im ausgebildeten Zustand über halbkugelgroß und mammaartig mit einer Zitze versehen — 91. Schilfdurchwachsene grabenartige Vertiefung eines Sumpfes in Franz.-Lothringen, nach 2 Monaten strengster Kälte auftauend; an abgestorbenen Schilfstückchen in mehreren vom 6.—14. 3. 17 entnommenen Proben zusammen 17 Individuen mit insgesamt 13 Knospen; alle o. G. — Nr. 92—95 beziehen sich auf eine und dieselbe etwa 1 qm große Stelle eines kleinen zum Überschwemmungsgebiet des Altwassers der Mad gehörenden, während der Beobachtungszeit allmählich austrocknenden Tümpels. 92. In mehreren Fängen vom 13. 5.—21. 5. 18 zusammen 13. Ind. mit insgesamt 13 Knospen; alle o. G. — 93. 27. 5. 18: 32 Ind. mit insgesamt 28 Knospen. Bei 5 Ind. in Entwicklung begriffene oder fertige Hoden; die übrigen

o. G. — 94. 30. 5. 18: 45 Ind. mit insgesamt 32 Knospen. Bei 5 Ind. in Entwicklung begriffene oder fertige Hoden; die übrigen o. G. — 95. 9. 6. 18: 53 Ind. mit insgesamt 29 Knospen. Bei 2 Ind. Hoden; die übrigen o. G. — Wegen vollständiger Eintrocknung des Tümpels konnte die Beobachtungsreihe nicht fortgesetzt werden.

Die vorliegenden Befunde — Eintritt der Geschlechtsreife der grünen Hydren in der warmen Jahreszeit — stimmen mit den Angaben der Mehrzahl der Autoren überein. Nur Leidy (13, 14), Thomson (15) und Günther (16) berichten über im Herbst oder Winter eingetretene Geschlechtsperioden. Im ersten Fall handelt es sich aber um Hydren aus der Umgebung von Philadelphia, deren Identität mit der europäischen *Chlorohydra viridissima* nicht sicher feststeht, und die beiden anderen Mitteilungen beziehen sich möglicherweise auf Kulturen im Zimmeraquarium. Withney (17) kommt 1907 auf Grund von umfangreichen Untersuchungen an einer „*Hydra viridis*" aus den Fischteichen von Cold Spring Harbor (Kolumbia), die er gleichzeitig im Freien und in Kulturen beobachtete, zu folgenden Resultaten: Wird H. *viridis* genügend lange Zeit einer niedrigen Temperatur ausgesetzt, worauf eine Periode mit höherer Temperatur und Hunger folgt, so werden Hoden und Eier gebildet. Solche Hydren, die vorher nicht niedriger Temperatur unterworfen wurden, entwickeln während der Nahrungsentziehung keine Reproduktionsorgane. Nach längerer Einwirkung von niedriger Temperatur entstehen Eier und Hoden, nach kürzerer nur die letzteren. Nahrungsüberfluß nach Kälteperioden unterdrückt die Bildung von Hoden und Eiern. Große Individuen bringen sowohl Hoden wie Eier hervor, kleinere nur Hoden.

Mit diesen Ergebnissen Withney's läßt sich das, was wir von der Biologie unserer heimischen grünen *Hydra* wissen, schwer in Einklang bringen. Vor allem sollte man annehmen, daß bei uns gerade während der in den Beginn der warmen Jahreszeit fallenden Geschlechtsperiode die Ernährungsverhältnisse sehr günstige sind. In den fünf angeführten Fängen aus dem Waldweiher (Nr. 86—90) fanden sich reichliche Mengen von Rädertieren, Gastrotrichen, Harpaktiziden, Ostracoden u. a. Der kleine Tümpel, dem die Fänge Nr. 92 bis 95 entstammten, wies eine überaus reiche Entwicklung von Kladozeren (*Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Scaphol beris mucronata*, *Eurycercus* u. a.) auf, deren Dichte, wohl unter Mitwirkung der langsamen Eintrocknung, vom 13. 5. bis zum 27. 5., wo zum erstenmal Hoden beobachtet wurden, noch stark zugenommen hatte. Daß die kleineren Formen und Jungtiere der Kladozeren auch wirklich aufgenommen wurden, wurde beobachtet; es ergibt sich auch aus der starken Vermehrung der Hydren. Während die 13 Exemplare von Nr. 92 mühsam in 4 Fängen zusammengesucht werden mußten, fanden sich die 32 von Nr. 93, die 45 von Nr. 94 und die 53 von Nr. 95 in je einer einzigen Probe. Dabei stammten

alle diese Proben von ein und derselben eng begrenzten Stelle des Tümpels. So scheint die Frage nach den biologischen Bedingungen der Hoden- und Eibildung bei der *Chlorohydra viridissima* durchaus noch nicht geklärt zu sein.

Bei den geschlechtsreifen grünen Hydren war das Ektoderm bis auf die Hoden stets völlig unverändert. Die in Entwicklung begriffenen Hoden stellten kleine flache weißliche transparente Kugelsegmente dar; die fertigen waren bis halbkugelgroß und mit einer verhältnismäßig großen Zitze versehen. Die Anzahl der jeweils vorhandenen Hoden betrug bei den 12 geschlechtsreifen Individuen von Nr. 93—95 fünfmal 2 und siebenmal 1; sie saßen stets auf der oralen Hälfte des Tieres, meistens an der Grenze des oralen Viertels oder Drittels. Bei 10 von diesen Exemplaren waren außer den Hoden auch Knospen vorhanden, die stets ohne Hoden waren.

Der gleichzeitige Befund von Hermaphroditen und rein männlichen *viridissima* in einer Population ist von mehreren Autoren mitgeteilt worden. Bei Withney (17) waren die Hermaphroditen sämtlich proterandrisch bis auf einen Fall, wo die Knospe einer proterandirschen Mutter zuerst ein Ei und dann Hoden produzierte. Bekanntlich stellt Downing (12) im Gegensatz zu der Mehrzahl der Autoren die Proterogynie als Regel für die Geschlechtsfolge der hermaphroditen Hydren auf und vermutet sogar, daß Marshall, der bei seinen *viridis* im Mai Hoden und erst Ende September Eier beobachtete, nur Ende und Beginn von zwei Geschlechtsperioden gesehen haben könnte. Meine Erfahrungen beschränken sich auf folgendes: Am 21. 5. 16 wurden einige von den am 18. 5. erbeuteten *viridissima* isoliert, die reife Hoden mit Zitzen entweder allein oder außerdem um die Körpermitte noch eine flache Ektodermwucherung aufwiesen. Am 24. 5. ließ sich eine deutliche Zunahme dieser Anschwellungen bemerken, und am 27. 5 lagen vor: 1 Individuum mit Hoden und 1 reifen Ei, 1 mit Hoden und 1 fast fertigen Ei, 2 mit Hoden und dickem Ektodermwulst in der Körpermitte und 1 nur mit Hoden. Die Beobachtung wurde dann ausgesetzt. — Auffallend ist, daß in der Population aus dem Tümpel neben dem Altwasser der Mad bis zum 9. 6. 18, nachdem also die Geschlechtsperiode bereits mindestens 14 Tage vorher eingetreten war, immer noch keine Individuen mit Eiern oder Bildungsstadien von solchen gefunden wurden. Die Anzahl der gefundenen Hydren dürfte eine genügende Gewähr bieten, daß nicht schon eiertragende Exemplare vorhanden waren, die der Beobachtung zufällig entgangen wären. Leider setzte die schon erwähnte Eintrocknung des Tümpels der Beobachtung ein Ende.

Literaturverzeichnis.

1. Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biolog. Zentrallblatt 26, 1906.

2. Krapfenbauer, A., Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Dissertation Phil.-Fak. Univ. München 1908.
3. Frischholz, E., Zur Biologie von *Hydra*. Biolog. Zentralbl. 29, 1909.
4. —, Biologie und Systematik im Genus *Hydra*. Zoolog. Annalen 3, 1910.
5. Koch, V., Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. Biolog. Zentralbl. 31, 1911.
6. Hanel, E., Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 43, 1908.
7. Nußbaum, M., Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Archiv f. ges. Physiolog. 130, 1909.
8. Laurent, L., Recherches sur les trois sortes de corps reproductifs, l'anatomie, les monstruosités et la maladie pustuleuse de l'Hydre vulgaire (*Hydra grisea vulgaris*). Compt. Rend. Ac. Sc. Paris 15, 1842.
9. Brauer, A., Über die Entwicklung von *Hydra*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 52, 1891.
10. Schulze, P., Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Hydra*. Arch. f. Biont. IV. 1917.
11. Weltner, W., Zur Unterscheidung der deutschen Hydren. Arch. f. Naturgeschichte 73, 1907.
12. Downing, Elliot, R. The Spermatogenesis of *Hydra*. Zool. Jahrb Anat. 21, 1905.
13. Leidy, J., On the species of *Hydra* in the neigbourhoot of Philadelphia. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1874.
14. —, Remarks on *Hydra*. Ibidem 1887.
15. Thomson, A., On the coexistence of Ovigerous Capsules and Spermatozoa in the same individuals of the *Hydra viridis*. Proc. Roy. Soc. of Edinbourgh 2, 1846.
16. Guenther, K., Keimfleck und Synapsis. Studien an der Samenreifung von *Hydra viridis*. Zool. Jahrb., Suppl. 7, Festschr. f. Weismann 1907.
17. Withney, D., D., The influence of external Factors in Causing the Development of Sexual Organs in *Hydra viridis*. Archiv f. Entwicklungsmech. 24, 1907.
18. Toppe, O., Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Knidarier. Teil 1. Zoolog. Jahrb. Anat. 29, 1910.

Herrn Professor August Forel zu seinem 70. Geburtstag verehrungsvoll gewidmet.

Nochmals die wissenschaftlichen Grundlagen der Ameisenpsychologie.

Von **Dr. med. R. Brun.**

Assistent an der neurologischen Universitätspoliklinik und Spezialarzt für Nervenkrankheiten in Zürich.

Vor mehr als Jahresfrist übte ich in diesem Zentralblatte [1]) scharfe Kritik an gewissen Ansichten, welche neuerdings von fachpsychologischer Seite, nämlich von dem Privatdozenten Dr. Hans Henning [2]) in Frankfurt über das psychische Leben der Ameisen

1) Brun, Die moderne Ameisenpsychologie — ein anthropomorphistischer Irrtum? — Dieses Zentralblatt Bd. 37, Nr. 7, 1917.

2) Henning, H., Der Geruch. — Leipzig 1916. Anhang 1: Künstliche Geruchsfährte und Reaktionsstruktur der Ameise. S. 455—496.

geäußert wurden. In der diesjährigen Mainummer des Biologischen Zentralblattes[3]) holt nun Herr Henning zu einer temperamentvollen Entgegnung gegen mich aus, in welcher er mich beschuldigt, seine Ansichten infolge oberflächlicher Lektüre seiner Arbeiten teils mißverstanden, teils gröblich entstellt bezw. verdreht zu haben, und außerdem auch mich als Ignoranten in psychologischen Fragen hinzustellen sucht. Als langjährigem Mitarbeiter dieses Blattes, sowie im Interesse der Sache sei es mir gestattet, dem hier in sachlicher Weise zu begegnen und dabei zugleich den Kernpunkt meiner damaligen Kritik nochmals klarzustellen.

Eine solche Klarstellung ist nämlich um so mehr vonnöten, als Herr Henning in seiner Replik besagten Kernpunkt durch eine *μετάβασις εἰς ἄλλο γένος* einigermaßen verschiebt. Er stellt die Sache so dar, als hätte ich ihn hauptsächlich deshalb angegriffen, weil ich in ihm einen Läugner des tierischen Bewußtseins erblickt habe. Nichts konnte mir ferner liegen als das! Hätte Henning beispielsweise die große terminologische Anmerkung auf S. 25/26 meiner Monographie über die Raumorientierung der Ameisen gelesen, so hätte er erfahren, daß für mich die Bewußtseinsfrage bei der Beurteilung der Reaktionen niederer Tiere, wie Ameisen, überhaupt vollkommen gegenstandslos ist[4]) (dementsprechend berühre ich denn auch in meinem polemischen Aufsatz diese Frage mit keinem Wort!). Mit der großen Mehrzahl der modernen Biologen beschränke ich mich darauf, das Verhalten dieser Geschöpfe mit Hilfe exakter experimenteller Methoden nach allen Komponenten zu analysieren und an Hand einer neutralen Terminologie in objektiver Weise zu schildern. Auf die Begriffe der introspektiven Psychologie (deren Anwendung in der Tierpsychologie von jeher nur Mißverständnisse und Verwirrung angerichtet hat), kann ich dabei um so eher verzichten, als ja glücklicherweise gerade die integrative Funktion des Psychischen, die Mneme, einer objektiven (physiologischen) Analyse unbedingt zugänglich ist: Die Frage, ob bei einer bestimmten tierischen Reaktion nur erblich vorgebildete Strukturautomatismen (Reflexe, Instinkte), oder auch, bezw. vorwiegend, im individuellen Dasein erworbene („embiontische") Engrammekphorien (Gedächtnisresiduen, Erfahrungselemente) im Spiele sind, — diese Frage kann heute wohl in den meisten Fällen mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit durch das „mnemische Experiment" entschieden werden. Ob dagegen solche objektiv erweisbaren „plastischen" Reaktionen bei niederen Tieren auch von Bewußtseinsphänomenen ähnlich den unsrigen begleitet sind, — diese Frage ist ihrem ganzen Inhalt

3) Henning, H., Zur Ameisenpsychologie. — Eine kritische Erörterung über die Grundlagen der Tierpsychologie. — Dieses Zentralblatt Bd. 38, Nr. 5, 1918.

4) Ich befinde mich darin in voller Übereinstimmung mit Forel (Methoden und Sinn der vergleichenden Psychologie, im Journ. f. Physiol. u. Neurol. Bd. 20, 1913, Ergänzungsheft 2).

nach transzendentaler Natur und kann daher meines Erachtens überhaupt nicht Gegenstand naturwissenschaftlicher Forschung sein.

Streng genommen könnten wir daher eigentlich überhaupt nicht von einer „Tierpsychologie" sprechen, sofern wir unter Psychologie, der philosophischen Definition zufolge, ausschließlich die Lehre von den (nur durch Introspektion erforschbaren) Bewußtseinsphänomenen verstehen[5]). Da nun aber, wie bereits angedeutet, das beim Tiere objektiv erfaßbare Individualgedächtnis nach unserer introspektiven Erfahrung höchstwahrscheinlich zugleich auch die integrative Funktion und somit die notwendige Vorbedingung aller derjenigen höchsten Gehirnleistungen darstellt, die bei uns mit Bewußtsein verknüpft sind, so sind wir meines Erachtens praktisch berechtigt (ohne uns philosophisch allzuviel zu vergeben), auch beim Tiere überall da von „psychischen" Reaktionen zu sprechen, wo wir individuell erworbene (embiontische) Engrammekphorien nachzuweisen imstande sind. M. a. W.: Es erscheint im Interesse einer wirklich wissenschaftlichen Tierpsychologie nicht allein zweckmäßig, sondern nachgerade dringend geboten, die Annahme eigentlich „psychischer" Qualitäten bei niederen Tieren fortan ausschließlich an den strikten Nachweis eines Individualgedächtnisses zu knüpfen. Denn allein auf dem Boden dieser Definition erscheint die Tierpsychologie ihres früher oft so problematischen Charakters enthoben und ein- für allemal auf die Basis einer exakten biologischen Wissenschaft, einer experimentellen Physiologie der embiontischen Mneme, gestellt.

Praktisch ist denn auch die Tierpsychologie, soweit sie überhaupt Anspruch auf Wissenschaftlichkeit erheben kann, längst diesen Weg gegangen: Die gesamte moderne „Behavior"-Psychologie, auf deren Studium mich Henning verweisen zu müssen glaubt (die ich aber schon aus dem Grunde ganz genau kenne, weil ich selbst sie seit Jahren praktisch betreibe!), — ferner die ganze sog. „Residuenlehre" der mit tierpsychologischen Studien beschäftigten Fachpsychologen läuft ja, wie schon ihr Name andeutet, auf nichts anderes als auf den experimentellen Nachweis individualmnemischer Residuen hinaus. Ich weiß also nicht, was Henning mit seiner künstlichen Gegenüberstellung meiner Forschungsmethoden gegen diejenigen der eben genannten „Richtungen" eigentlich besagen will! Daß ich mich einer etwas abweichenden Terminologie bediene, macht doch sachlich keinen Unterschied, denn ob ich nun anstatt „Residuen" oder „Remanenzerscheinungen" den Ausdruck „individuell erworbene Engramme" (bezw. Ekphorien) gebrauche, wird doch wohl in sachlicher

5) Über die Unhaltbarkeit einer solchen Definition der wissenschaftlichen Psychologie vgl. auch die treffenden Ausführungen Forel's in: Über unser menschliches Erkennungsvermögen. Beitrag zur wissenschaftlichen deterministischen Psychologie. — Journ. f. Psychol. u. Neur. Bd. 20, 1915.

Hinsicht gleichgültig sein! Für mich und andere aber bedeutet die Anwendung der Semon'schen Terminologie den großen theoretischen Fortschritt, daß wir damit in der Lage sind, den Reaktionsablauf sämtlicher organischen Reproduktionsphänomene in seiner durchgehenden Gesetzmäßigkeit zu erfassen und zu schildern. Daß wir dabei nicht, wie Henning zu befürchten scheint, Gefahr laufen, die individuell erworbenen mit den hereditär-mnemischen Ekphorien zusammenzuwerfen, dafür ist ja eben durch das gar nicht mißzuverstehende Beiwort „individuell erworben" jeweilen genügend gesorgt. Damit erledigt sich auch Henning's Exkurs in die Botanik und die angeblich von uns postulierte „Pflanzenseele". Bevor Henning uns derart naiven Anthropomorphismus zuschrieb, hätte er sich doch bemühen sollen, einigermaßen in den Sinn unserer Terminologie einzudringen. Wasmann, der — aus andern Gründen die Semon'sche Mnemelehre ebenfalls ablehnen zu müssen glaubt, hat sich wenigstens dieser letzteren Pflicht unterzogen und es daher vermieden, uns, bloß aus Unkenntnis unserer Ausdrucksweise, sachlich mißzuverstehen. —

Soviel über die wissenschaftlichen Grundlagen der modernen Tierpsychologie, wie ich sie mit der großen Mehrzahl der Biologen verstehe. Wie steht es nun demgegenüber mit den wissenschaftlichen Grundlagen der Henning'schen Tier- und Ameisenpsychologie? Die Antwort auf diese Frage ergibt sich nach dem eben Gesagten wie folgt: Henning leugnet die Mneme der Ameisen, d. h. „die im Gedächtnis zurückbleibenden Spuren oder Residuen unserer Erlebnisse, die uns später zum Erkennen, Wiedererkennen und Erinnern verhelfen" (Biol. Zentralbl. 1918, S. 217), — also unter allen psychischen Fähigkeiten gerade diejenige, die allein auch beim Tiere objektiv erweisbar ist! Trotzdem gelangt er aber „speziell für die Ameisen . . . zu dem Endergebnis, daß ‚psychische Komplexe' vorhanden sind" (Biol. Zentralbl. 1918, S. 212) —, Komplexe, die indessen nach Henning weder aus „Empfindungen mit Gefühlstönen", noch aus „Wahrnehmungen", sondern im wesentlichen aus „peripheren Reizkomplexen" aufgebaut sind (S. 495 seines Geruchsbuches). Und dabei wundert sich nun Henning, wenn ich finde, diese „periphere Psychologie" laufe, bei Licht besehen, ungefähr auf dasselbe wie die Bethe'sche Reflextheorie hinaus![6] Ich soll die Bedeutung des Henning'schen Ausdruckes „peripher" mißverstanden haben, indem ich mir denselben einfach mit „reflektorisch" übersetzte, bezw. mir darunter die physiologischen Erregungsvorgänge in den Sinnesorganen und den primären Sinneszentren dachte. Ja, aber was bleibt denn eigentlich noch anderes übrig, nachdem man die „zentralen Faktoren" („die Residualkomponenten des Sinneserlebnisses" = En-

6) Daß Henning dabei manche Einzelergebnisse Bethe's verwirft bezw. anders deutet, ändert an der grundsätzlichen Übereinstimmung seiner Hauptschlußfolgerungen mit denjenigen Bethe's nichts.

grammekphorien) geleugnet hat? Henning möge uns doch demonstrieren, wie aus bloß „peripheren, d. h. „durch Reizung der peripheren Sinnesorgane ausgelösten Erlebnisteilen" (S. 209) ohne ein Hinzutreten zentraler „Residualkomponenten" eine Psyche sich aufbauen kann! Für mich und jeden Biologen bleiben da eben nur Reflexe und ererbte Komplexekphorien (Instinktmechanismen) übrig. Mit der bloßen Behauptung, daß solche physiologischen Vorgänge auch „psychisch" seien, vermag ich keinen wissenschaftlichen Sinn zu verbinden, nachdem die wissenschaftliche Tierpsychologie sich längst als oberste Richtschnur den Satz zu eigen gemacht hat, daß man nicht berechtigt sei, ein bestimmtes tierisches Verhalten durch die willkürliche Annahme „psychischer" Fähigkeiten zu erklären, sofern man dabei schon mit einfacheren, rein physiologischen Erklärungsprinzipien auskommt. Vollends unverständlich aber ist es mir, wieso Henning genaue Angaben über die Beschaffenheit subjektiver Bewußtseinszustände von Tieren machen kann, denen er nicht einmal zentrale Residuen zuerkennt, so, wenn er beispielsweise auf S. 208 allen Ernstes behauptet, „daß das niederste tierische Bewußtsein mit einem dämmerhaften, wenig gegliederten Bewußtseinskomplex anhebt", und solche „Wissenschaft" gar als die „gesicherten" Ergebnisse „der neueren Experimente" (sic!) ausgibt. Demnach wäre also Henning in der Lage, nicht allein die Existenz des Bewußtseins bei niederen Tieren experimentell zu erweisen, sondern dieses Bewußtsein überdies auch noch eingehend zu analysieren!

Dies meine Antwort auf Herrn Henning's Frage, wieso seine Ameisenpsychologie keine Psychologie sei. Was nun die sachlichen Argumente gegen diese Psychologie anbelangt, so will ich hier nicht nochmals auf Einzelheiten meiner damaligen Beweisführung zurückkommen; ich kann nur nochmals wiederholen, daß die Existenz des Individualgedächtnisses (der individuell erworbenen Mneme) bei den Ameisen durch die übereinstimmenden Ergebnisse einer mehr als hundertjährigen Forschung über jeden Zweifel erwiesen ist und daß somit die gegenteilige Behauptung Henning's sich meines Erachtens nur aus seinem ungenügenden Eindringen in die äußerst verwickelte Biologie der Ameisen, sowie in die ameisenpsychologische Literatur erklären läßt. Diesen Eindruck teile ich, soweit ich aus mir zugekommenen Briefen beurteilen kann, mit allen führenden Ameisenforschern der Gegenwart. Auch die neuen Argumente, die Henning in seiner Replik vorbringt, verraten durchweg wieder seine mangelhafte Kenntnis der Ameisenbiologie, so zum Beispiel — um nur eines hervorzuheben — seine Berufung auf die Tatsache, daß die Ameisen manche sogenannten „Ameisengäste" sofort feindlich verfolgen, sobald sie dieselben mit den Augen wahrnehmen. Henning hat hier übersehen, daß es sich in diesen Fällen

nicht um echte Ameisengäste (Symphilen), sondern um feindliche Einmieter, sogenannte Synechthren handelt. Das von mir erwähnte Experiment Wasmann's, der Ameisen an fremde Gäste (echte Symphilen, die aber normalerweise bei der betreffenden Art nicht vorkommen) gewöhnen konnte, hat mit diesem Verhalten der Ameisen gegen Synechthren gar nichts zu tun; — dieses ist eine normale rein instinktive Abwehrreaktion, jener Versuch Wasmann's dagegen beweist unter tausend andern die plastische Anpassungsfähigkeit der Ameisen, ihr Vermögen, auf Grund neuer günstiger Erfahrungen ihr instinktives Verhalten zu ändern, mit einem Worte: aus Erfahrung zu lernen.

Ähnliche Irrtümer laufen Henning bei fast allen von ihm herangezogenen Tatbeständen unter, ganz besonders aber auf dem Gebiete der räumlichen Orientierung der Ameisen; nahezu alles, was er zu diesem Thema vorbringt — so gerade wieder seine jüngsten, zum Teil ironisch gehaltenen Bemerkungen über die Lichtorientierung, das Phänomen der virtuellen Orientierung und das Wegfinden auf Geruchsspuren —, zeigt, wie wenig tief er in die hier vorliegenden schwierigen Probleme eingedrungen ist: Er hat tatsächlich nirgendswo auch nur die betreffenden Fragestellungen richtig erfaßt [7]). — Die bloße (einmalige!) Namenserwähnung eines Autors, wie z. B. Cornetz', genügt natürlich nicht, um den Verfasser von dem Vorwurfe mangelhafter Sach- und Literaturkenntnis freizusprechen, solange er dabei die Forschungsergebnisse dieses Autors übergeht. Und wenn schließlich Henning meinen Vorwurf mangelhafter Literaturkenntnis auf mich zurückzuwenden versucht, indem er mir seinerseits vorwirft, in meiner Kritik seine übrigen Arbeiten, sowie die „neuere psychologische Literatur" nicht berücksichtigt zu haben, so bemerke ich dagegen, daß es nicht meine Aufgabe war, ein Kompendium der Tierpsychologie oder gar der Psychologie überhaupt zu schreiben, sondern seine gänzlich unzulänglichen Anschauungen über das psychische Verhalten der Ameisen kritisch zu betrachten. Wohl aber wäre es an Herrn Henning gewesen, sich zunächst gründlich über die Biologie der Ameisen und die umfangreiche myrmekologische Literatur zu orientieren, bevor er auf diesem nicht einfachen Gebiet mit eigenen Forschungen hervortrat und über Probleme urteilte, die mit zu den schwierigsten der Tierpsychologie gehören.

Damit möchte ich meinerseits die Diskussion schließen.

Zürich, im Juli 1918.

7) Daher sind denn auch seine Versuchsanordnungen meist ganz unzulänglich, weil von falschen Fragestellungen diktiert. So ist es z. B. für die Frage des Nachweises mnemischer Residuen bei der Geruchsorientierung vollständig belanglos, zu wissen, welche chemischen Substanzen „die Spur sperren", d. h. den spezifischen Spurgeruch in einer für die Ameisen differenten Weise überlagern oder verdecken; diese ganze Untersuchung gehört überhaupt nicht ins Gebiet der Psychologie, sondern in dasjenige der Sinnesphysiologie.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band **Dezember 1918** **Nr. 12**

ausgegeben am 23. Januar 1919

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: **Fr. J. Meyer**, Der Generationswechsel bei Pflanzen und Tieren als Wechsel verschiedener Morphoden. S. 505.
J. Greiner, Cytologische Untersuchungen bei der Gametenbildung und Befruchtung des Coccids Adelea ovata S. 522.
Fr. Eckstein, Die Überwinterung unserer Stechmücken. S. 530
Register. S. 537.

Der Generationswechsel bei Pflanzen und Tieren als Wechsel verschiedener Morphoden.

Von Dr. **Fritz Jürgen Meyer**,
1. Assistent am Botanischen Institut Marburg (Lahn).

In letzter Zeit sind verschiedene Arbeiten veröffentlicht worden, welche sich mit dem Generationswechsel bei den Pflanzen und bei den Tieren beschäftigen:

Buder, Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreich. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1916

—, Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatshefte für den naturwissenschaftlichen Unterricht 1916.

Kylin, Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. Zeitschrift für Botanik 1916.

Renner, Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biologisches Zentralblatt 1916.

Hartmann, Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Freiburg) 1914.

Goeldi, E. A. und Ed. Fischer, Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich, mit Vorschlägen zu einer einheitlichen biologischen Auffassung und Benennungsweise. (Mitteilungen der Naturf.-Gesellsch. Bern 1916.)

Auch in einigen neu erschienenen Werken allgemeinen Inhaltes finden sich in ähnlicher Weise Erörterungen über den Generationswechsel.

Zur Klärung dieser Fragen kann wohl eine Anschauung wesentlich beitragen, die Herr Prof. Arthur Meyer in seiner Vorlesung über allgemeine Botanik seit längeren Jahren vertreten hat. Er betrachtet den Generationswechsel, dessen typisches Beispiel für den Botaniker bei den Farnen vorliegt, als einen Spezialfall der im Pflanzen- und Tierreich sehr häufig vorkommenden Differenzierung der Spezies in mehrere Morphoden, d. h. in Individuen, welche unter allen Verhältnissen nach Morphologie und Leistung verschieden sind. Prof. Meyer macht in seiner Vorlesung besonders darauf aufmerksam, daß diese Differenzierung der Spezies in Morphoden verschiedener biologischer Leistung ganz analog der Differenzierung der Individuen in Organe verschiedener Funktion und der Differenzierung der Zellen eines Individuums in verschiedene Zellarten ist. Die im Pflanzenreiche vorkommende Ausbildung verschiedener Morphoden ist entweder dadurch von Vorteil, daß sie Fremdbestäubung erzwingt (Diöcie) oder begünstigt (Heterostylie) oder daß eine Arbeitsteilung eintreten kann, wie z. B. bei den Farnen. Der Generationswechsel ist nun die Form dieser Differenzierung, bei welcher wenigstens zwei verschiedene Morphoden immer in regelmäßigem Wechsel auseinander hervorgehen.

Es wird vielleicht nicht ohne Interesse sein, wenn ich diese Gedanken an einigen Beispielen genauer ausführe. Da in den oben zitierten Arbeiten schon mehrfach alle Fälle des Generationswechsels behandelt worden sind, so werde ich mich hier darauf beschränken, nur einzelne zu besprechen, welche besonders durchsichtig sind und zur Klärung der allgemeinen Erörterungen beitragen können. Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bildet die Behandlung der Florideen. Deren Entwicklungsgeschichte ist erst in den letzten Jahren gründlich studiert, und unsere Kenntnisse weisen auch noch manche Lücken auf. Da jedoch der „Generationswechsel“ der Florideen gerade anläßlich der letzten Arbeiten über Florideenentwicklung oft besprochen ist, so halte ich es für vorteilhaft, ihn auch von unserem Standpunkte aus zu beleuchten. Dagegen werden (besonders im Tierreich) solche Fälle, welche Übergänge zwischen zwei Typen darstellen, entweder ganz außer acht gelassen oder nur kurz erwähnt.

I. Differenzierung der Spezies im allgemeinen.

Der bekannteste Fall der Differenzierung der Spezies in zwei Morphoden ist in der Botanik die Ausbildung einer männlichen und einer weiblichen Morphode bei den höheren Pflanzen. Bei den Angiospermen hat man diese Differenzierung als Diöcie bezeichnet, und dieser Name ist dann auch auf ähnliche Verhältnisse bei den Gymnospermen, Pteridophyten, Bryophyten und Thallophyten übertragen worden.

Die typische Diöcie bei den Angiospermen besteht darin, daß ein Teil der Individuen nur männliche Blüten, der andere Teil nur weibliche Blüten trägt. Neben dieser Diöcie im engeren Sinne gibt es bei den Angiospermen noch eine Androdiöcie (z. B. bei *Dryas octopetala*), d. h. einzelne Individuen tragen zwitterige Blüten, andere rein männliche, sowie eine Gynodiöcie (z. B. bei *Myosotis*, *Thymus*, *Salvia pratensis*), d. h. die Individuen besitzen entweder zwitterige Blüten oder nur rein weibliche, und schließlich eine Triöcie (z. B. bei *Fraxinus excelsior*, *Helianthus peploides*) mit männlichen und weiblichen Individuen und drittens solchen mit zwitterigen Blüten[1]).

Die gleichen Verhältnisse finden sich bei den zweihäusigen Gymnospermen, bei denen Mikro- und Makrosporophyllstände auf verschiedenen Individuen vorkommen. Bei den heterosporen Pteridophyten und den Equiseten ist das Prothallium in zwei Morphoden differenziert, von welchen die eine Antheridien, die andere Archegonien trägt. Analoge Verhältnisse zeigen die zweihäusigen Bryophyten, bei denen die männlichen Pflanzen in einigen Fällen besonders klein bleiben (Zwergmännchen), so daß die Differenzierung besonders augenscheinlich wird, die zweihäusigen Characeen, die zweihäusigen Fucaceen und die Dictyotaceen, bei denen auf der einen Morphode die Antheridien, auf der anderen die Archegonien bezw. Oogonien sitzen.

Schließlich bei den Pilzen dürfen wir wohl die + und − Rassen der Mucorineen als zwei geschlechtlich differenzierte Morphoden auffassen.

Ein anderer Fall der Differenzierung einer Spezies in zwei oder drei Morphoden ist die Heterostylie. Sie kann in verschiedenen Formen auftreten. Am bekanntesten ist die dimorphe Heterostylie der *Primula*. Andere Angiospermen (z. B. *Lythrum salicaria* und *Colchicum autumnale*) besitzen sogar drei Morphoden mit verschiedener Länge des Griffels (Tristylie).

Als nicht hierher gehörig ist dagegen der sogenannte Saisondimorphismus und Saisontrimorphismus bei *Gentiana*, *Euphrasia* und anderen Pflanzen zu betrachten. Der unglücklich gewählte Name Saisondimorphismus regt leicht zu

1) Weitere Beispiele sowie andere seltenere Arten der Diöcie siehe bei Correns (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. III, p. 978).

der Vermutung an, daß es sich bei *Gentiana* und den übrigen „saisondimorphen" Pflanzen um eine Differenzierung in zwei Morphoden einer Spezies handele; in der Tat liegt die Sache aber so, daß sich aus einer Spezies zwei bezw. drei neue Spezies entwickelt haben, da aus den Samen jedes Individuums nur Nachkommen mit genau den gleichen Eigenschaften hervorgehen (Wettstein, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1895, p. 307).

Im Tierreich haben wir entsprechend der Diöcie der Pflanzen bekanntlich zahlreiche Fälle der Differenzierung in eine männliche und eine weibliche Morphode. Es sei außerdem auf einige Beispiele für andersartige Differenzierung in geschlechtlich verschiedene Morphoden hingewiesen. Erstens ist in dieser Beziehung die Differenzierung in eine hermaphrodite und eine männliche Morphode (Zwergmännchen) bei einigen Cirripedien, sowie das Vorkommen von Männchen, Weibchen und Zwergmännchen bei anderen Cirripedien zu erwähnen; diesen Beispielen sind dann die Fälle anzureihen, in denen nicht mehr alle Morphoden funktionsfähige Geschlechtsorgane besitzen; am bekanntesten ist in dieser Beziehung der Trimorphismus der Bienen, weitergehende Differenzierung zeigen die Ameisen (Männchen, Weibchen und rudimentäre Weibchen von verschiedener Form und Größe) und vor allem die Termiten, bei denen außer den Geschlechtstieren noch Arbeiter, Soldaten und Nasuti je von männlichem und weiblichem Geschlecht und überdies in verschiedenen Größenkategorien, insgesamt also acht oder sogar noch mehr Morphoden vorkommen.

Nicht hierher gehörig ist dagegen z. B. der sogenannte Polymorphismus der Siphoneen, da es sich bei diesen nicht in dem oben definierten Sinne um verschiedene Morphoden handelt, sondern um verschieden differenzierte Zweige eines Selblings. Auch der Saisondimorphismus der Schmetterlinge und anderer Tiere ist nur eine Bildung von verschiedenen Modifikationen der gleichen Spezies infolge äußerer Einflüsse.

II. Der Generationswechsel im Pflanzenreich.

Wie schon oben gesagt wurde, soll der Generationswechsel als eine spezielle Form der Differenzierung der Spezies in zwei oder mehrere Morphoden aufgefaßt werden und zwar als diejenige Form, bei welcher wenigstens zwei Morphoden in regelmäßigem Wechsel aus einander hervorgehen. In diesem Sinne ist das klarste und durchsichtigste Beispiel das der Pteridophyten. Gamophyt und Sporophyt sind bei ihnen in ihrer Morphologie und in ihren Leistungen sehr wesentlich verschiedene Morphoden:

Pteridophyten mit zwitterigem Prothallium (homospore Pteridophyten ausschließlich der Equiseten)

Gamophyt: 1. Morphode 1. Generation
Sporophyt: 2. Morphode 2. Generation.

Pteridophyten mit eingeschlechtlichem Prothallium (heterospore Pteridophyten und Equiseten):

männlicher Gamophyt: 1. Morphode } 1. Generation
weiblicher Gamophyt: 2. Morphode }
Sporophyt: 3. Morphode 2. Generation.

Die gleichen Verhältnisse scheinen bei den Laminarien vorzuliegen. Bisher war bei diesen nur der Sporophyt bekannt. Neueren Untersuchungen von Sauvageau, Kylin und Kuckuck verdanken wir jedoch auch die Kenntnis einer mikroskopisch kleinen Geschlechtsgeneration (Kuckuck, Berichte der Deutschen Gesellschaft 1917, p. 557 ff.). Es fehlt freilich einstweilen noch die Beobachtung der Befruchtung der Eizellen der weiblichen Gamophyten. Schematisch lassen sich die Verhältnisse genau so darstellen, wie bei den heterosporen Pteridophyten[2]).

Vollkommen geklärt sind dagegen die Fortpflanzungsvorgänge bei den Dictyotaceen. Bei ihnen liegt Differenzierung in drei Morphoden vor, welche sich nur durch die Fortpflanzungsorgane unterscheiden, während die vegetativen Teile des Thallus vollkommen gleich sind (abgesehen von den cytologischen Verhältnissen). Die eine Morphode bildet Tetrasporen, sie repräsentiert die ungeschlechtliche Generation, die beiden anderen Morphoden tragen männliche und weibliche Geschlechtsorgane, sie zusammen repräsentieren die geschlechtliche Generation. Im Gegensatz zu den Generationen der Pteridophyten sind die Morphoden der Dictyotaceen selbst anfangs räumlich getrennt:

Dictyotaceen:

Tetrasporenpflanze: 1. Morphode 1. Generation
männliche Geschlechtspflanze: 2. Morphode } 2. Generation.
weibliche Geschlechtspflanze: 3. Morphode }

Ähnliche Verhältnisse liegen vielleicht bei einigen Cutleriaceen vor. Nach Yamanouchi wechseln bei *Zanardinia* zwei in der Morphologie der vegetativen Organe gleiche Morphoden mit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Zoosporen) ab, bei *Cutleria* zwei auch in dem Bau der vegetativen Teile verschiedene Generationen. Kuckuck und Sauvageau haben dagegen bei *Cutleria* Fälle ohne regelmäßigen Wechsel der Morphoden beobachtet.

2) Während des Lesens der 2. Korrektur wurde mir die soeben erschienene Arbeit von Pascher „Über diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (*Laminaria sacharina*)" (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1918 Heft 5) bekannt. Pascher fand Zwerggenerationen des Sporophyten, die schon in einem wenigzelligen (bis zweizelligen) Stadium zur Sporenbildung schritten; zuweilen fungierte sogar schon die befruchtete Eizelle selbst als Sporangium, so daß die ungeschlechtliche Morphode nur durch die Schwärmsporen repräsentiert wurde. Es kann also hier unter Umständen der Sporophyte in ähnlichem Grade einfach werden, wie der weibliche Gamophyt der Angiospermen.

Die Fortpflanzung der Florideen ist in letzter Zeit wiederholt untersucht, und dabei hat sich die Auffassung von ihrem Generationswechsel mehrfach geändert.

Ehe man den ganzen Verlauf der Entwicklung verfolgt hatte, galt die zuerst von Schmitz und später besonders von Oltmanns vertretene Annahme als die richtige. Oltmanns (Botan. Zeitung 1898, p. 138) schreibt: „Wir unterscheiden bei den Florideen den Gamophyten[3]), d. h. den Träger der Sexualorgane, und den Sporophyten, den Träger und Bildner der Sporen. Die Tetrasporen werden angesehen als brutknospen-gleiche Nebenfruchtformen."

Durch cytologische Untersuchungen an *Polysiphonia violacea* wurde später Yamanouchi (Botan. Gazette 42, 1907) zu der Vermutung geführt, daß aus den Carposporen tetrasporentragende, aus den Tetrasporen carposporenerzeugende Individuen hervorgingen. Yamanouchi fand nämlich, daß die tetrasporenbildenden Individuen 40, die geschlechtlichen 20 Chromosomen besitzen und daß erstens bei der Befruchtung der Eizelle durch das Spermatium ein Kern mit 40 Chromosomen entsteht und zweitens bei der Bildung der Tetrasporen (Tetradenteilung) Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet.

Die gleichen Ergebnisse zeitigten die cytologischen Arbeiten von Lewis über *Griffithsia Bornetiana* (Annals of Botany 23, 1909) und von Svedelius „Über den Generationswechsel von *Delesseria sanguinea*" (Svensk Bot. Tidskrift 5, 1911). Yamanouchi's Annahme von dem regelmäßigen Wechsel tetrasporentragender und geschlechtlicher Individuen wurde überdies wahrscheinlich gemacht durch die Beobachtungen Kylin's an *Harveyella mirabilis* (Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste 1907) und Rosenvinge's an *Chantransia efflorescens* (The Marine Algae of Denmark I, 85). Beide Autoren stellten fest, daß Tetrasporenpflanzen und Geschlechtsindividuen der genannten Algen zeitlich getrennt auftreten, bei *Harveyella* im Frühling Tetrasporenindividuen und zu Ende des Jahres Geschlechtsindividuen, bei *Chantransia* umgekehrt.

Den experimentellen Nachweis für die Richtigkeit der Yamanouchi'schen Annahme brachte bald darauf Lewis (Botanical Gazette 53, 1912), der in Kulturen den Entwicklungsverlauf von *Polysiphonia violacea*, *Griffithsia Bornetiana*, *Dasya elegans* verfolgte.

Die Tatsachen waren damit für diese Florideen, die sogenannten diplobiontischen, richtig erkannt; aber die genannten Autoren wurden bei ihrer Darstellung durch cytologische Gesichtspunkte geleitet: sie bezeichneten den haploiden Lebensabschnitt, der bei der Tetraspore beginnt und mit der Befruchtung der Eizelle endet.

3) Diese Nomenklatur wurde, wie Oltmanns an anderer Stelle (Algen I, 682) sagt, wegen der „Ähnlichkeit mit den Moosen" angewandt.

als Gamophyten und den diploiden Abschnitt, also sporogene Fäden und tetrasporentragende Pflanze, als Sporophyten.

Diese Auffassung war nur vom rein cytologischen Standtpunkt gewonnen. Kylin hat daher eine andere Darstellung gegeben und kommt damit unserer Auffassung schon näher. Er unterscheidet drei Generationen: den Gamophyten, den Carposporophyten und den Tetrasporophyten.

In gleicher Weise stellen auch Buder und Renner die Entwicklung der diplobiontischen Florideen dar.

Damit haben sie die sie störende Betrachtungsweise, welche die sporogenen Fäden und die aus deren Sporen hervorgehenden Tetrasporenpflanzen zu einer Generation rechnete, abgelehnt. Dagegen haben sie den Einschnitt, der von den Cytologen zwischen dem „Gamophyten" und den sporogenen Fäden wegen der dort stattfindenden Befruchtung gemacht wurde, beibehalten.

Halten wir uns an unsere oben gegebene Definition des Generationswechsels, so können wir einstweilen nicht entscheiden, ob wir der Buder-Kylin-Renner'schen Darstellung beistimmen sollen oder nicht. Es bieten sich nämlich bei den Florideen große Schwierigkeiten, weil Zweifel herrschen können, was hier als Morphode zu bezeichnen ist.

Um die Klärung der Verhältnisse zu erleichtern, möchte ich daher den Begriff der Morphode noch dadurch präzisieren, daß ich in der Definition an Stelle des Begriffs Individuum den schärferen Begriff Selbling einführe. Ein Selbling ist nach Arthur Meyer's Definition (Botanische Zeitung 1902, I, 144) „ein in sich geschlossener Teil des Speziesprotoplasten". Im allgemeinen werden Individuen Selblinge sein; es gibt jedoch auch Individuen, welche aus mehreren Selblingen bestehen, z. B. die Flechten-Individuen, die aus zahlreichen Selblingen zusammengesetzt sind, und die Vertebraten-Individuen, in denen die Blutkörperchen Selblinge sind, welche mit den übrigen Geweben des Individuums nicht in protoplasmatischer Verbindung stehen.

In der Botanik wird diese präzisierte Definition der Morphode vorteilhaft sein, weil im allgemeinen die Untersuchungen über die Plasmaverbindungen schon jetzt genügend weit gefördert sind, um zu entscheiden, ob ein Individuum ein Selbling ist oder nicht. In dem klassischen Beispiel des Generationswechsels, bei den Farnen, steht z. B. durch die Untersuchungen von Kienitz-Gerloff (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1892) fest, daß zwischen der Eizelle und den Zellen des Archegoniumbauches keine Plasmaverbindungen verbleiben; Gamophyt und Sporophyt sind also in der Tat Selblinge, und somit ist die Auffassung, daß sie zwei Morphoden sind, auch vom plasmologischen Standpunkte gerechtfertigt. Bei den übrigen bisher besprochenen Beispielen sind

die Generationen räumlich getrennt: die Frage nach Plasmaverbindungen fällt also fort.

Wenden wir nun die präzisierte Definition der Morphode auf die Florideen an, so stoßen wir auf Schwierigkeiten, weil die bis jetzt vorliegenden Arbeiten über Plasmaverbindungen bei diesen Algen noch nicht ausreichen; vor allem ist die für uns hier in Betracht kommende Stelle niemals einer besonderen Prüfung unterzogen. Lotsy schreibt zwar in seiner Stammesgeschichte (Bd. I, p. 314): „Die 2x-Generation wird hier von der x-Generation mittels Plasmaverbindungen zwischen der hypogynen Zelle der 2x-Generation und den darunter gelegenen Zellen der x-Generation ernährt"; diese Aussage stützt sich aber wohl — Lotsy macht keine genaue Literaturangaben — nur auf die Feststellung Wille's (Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher, Halle Bd. 52, Nr. 2, 1887), daß alle Zellen durch „Poren" miteinander in Zusammenhang stehen, und auf die Angaben von Wolfe (Annals of Botany XVIII, p. 610): „The contents of adjacent cells are united by means of the characteristic protoplasmatic connexions usually conspicuous in these plants." Beide Autoren haben aber sicherlich nur Tüpfel mit Tüpfelfüllungen gesehen. Wolfe's Zeichnungen (l. c., Tafel XL, Fig. 1, 18, 19, 20, 21) lassen wenigstens nichts anderes erkennen.

Abgesehen davon, daß der Zusammenhang zwischen Tragzelle und Eizelle nie besonders beachtet ist, sind aber die Untersuchungen über Plasmaverbindungen bei den Florideen überhaupt nur sehr dürftig und wegen der technischen Schwierigkeiten wenig zuverlässig. Ich verweise wegen dieser Fragen noch auf das Kapitel über Plasmaverbindungen in dem demnächst erscheinenden Buche von Arthur Meyer „Morphologische und physiologische Analyse der pflanzlichen und tierischen Zelle".

Wir müssen uns also einstweilen damit begnügen, die beiden bestehenden Möglichkeiten nebeneinander zu stellen. Sind Gamophyt und sporogene Fäden durch Plasmaverbindungen zwischen der Eizelle und deren Tragzelle dauernd (bis zur Reife der Carposporen) in protoplasmatischem Zusammenhang, d. h. sind sie ein Selbling, so sind sie eine Morphode, also für uns eine Generation. Wenn dagegen an der besagten Stelle keine Plasmaverbindungen verbleiben, so würden der Gamophyt und die Gesamtheit der sporogenen Fäden je ein Selbling sein und somit als je eine Morphode aufgefaßt werden müssen.

Da die bis jetzt als diplobiontisch erkannten Spezies mit wenigen Ausnahmen die Geschlechtsorgane auf verschiedenen Individuen hervorbringen, so sind also die folgenden beiden Fälle möglich:

Diplobiontische Florideen mit diöcischem Gamophyten;

I. Plasmaverbindungen zwischen Eizelle und Tragzelle vorhanden:

Tetrasporentragende Pflanze	1. Morphode	1. Generation
männlicher Gamophyt	2. Morphode	2. Generation.
weiblicher Gamophyt u. sporogene Fäden	3. Morphode	

II. Plasmaverbindungen zwischen Eizelle und Tragzelle fehlen:

Tetrasporentragende Pflanze	1. Morphode	1. Generation
männlicher Gamophyt	2. Morphode	2. Generation
weiblicher Gamophyt (bis zur Oospore)	3. Morphode	
sporogene Fäden	4. Morphode	3. Generation.

Bei den diplobiontischen Floriden mit monöcischem Gamophyten liegt anstelle der 2. und 3. Morphode nur eine Morphode vor, welche allein die 2. Generation repräsentiert.

Wie gesagt, sind beide Fälle denkbar; jedoch möchte ich es als wahrscheinlich annehmen, daß die erste der beiden Voraussetzungen erfüllt ist, denn es liegt kein Grund für die Auflösung der Plasmaverbindungen zwischen Eizelle und Tragzelle vor wie bei den Pteridophyten und Bryophyten: bei diesen wächst die Eizelle zu einer Pflanze mit breiter Basis aus, so daß aus rein mechanischen Gründen ein Zerreißen der Plasmaverbindungen nach den Archegoniumbauchzellen wahrscheinlich ist. Bei den Florideen dagegen gehen die sporogenen Fäden durch seitliche Sproßung aus der Eizelle hervor, ohne daß dabei die Eizelle selbst wächst, ihr Zusammenhang mit der Tragzelle also nicht gestört wird.

Die zweite Gruppe von Florideen (die sogen. haplobiontischen Florideen von Svedelius) besitzt keine Tetrasporen. Ihre genaue Kenntnis verdanken wir einer erst vor einigen Jahren erschienenen Arbeit von Svedelius über *Scinaia* (Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. IV. Vol. 4. Nr. 4, 1915) sowie den Untersuchungen Kylin's an *Bonnemaisonia* (Zeitschrift für Botanik 1916).

Am gründlichsten untersucht ist *Scinaia*. Aus ihren Carposporen geht direkt wieder eine Geschlechtspflanze hervor und zwar eine monöcische. Da dieser Florideentypus früher nicht genügend bekannt war, so finden sich in der älteren Literatur keine Besprechungen seines Entwicklungsverlaufes. Svedelius, der ja die Florideen vom cytologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, faßt nun — da die Reduktionsteilung unmittelbar nach der Befruchtung eintritt — die befruchtete Eizelle als Sporophyten auf und sporogene Fäden und Geschlechtspflanzen bis zur Oospore als Gamophyten.

Kylin und mit ihm Buder und Renner lehnen diese Auffassung ab und geben eine Darstellung, die ohne Rücksicht auf die

cytologischen Verhältnisse die alte Schmitz-Oltmanns'sche Theorie auch auf diese haplobiontischen Florideen anwendet: sie betrachten die Geschlechtspflanze bis zur Oospore als Gamophyten, die sporogenen Fäden als Sporophyten.

Diese Auffassung können wir nach unserer Definition des Generationswechsels als Morphodenwechel teilen, falls zwischen der Eizelle und ihrer Tragzelle keine Plasmaverbindungen bestehen bleiben. Im entgegengesetzten Falle sind jedoch der „Gamophyt" und die sporogenen Fäden ein Selbling, also müssen sie von uns als eine Morphode und somit als eine Generation angesehen werden. Wir stellen daher wieder die beiden folgenden Möglichkeiten nebeneinander:

Haplobiontische Florideen:

I. Plasmaverbindungen zwischen Eizelle und Tragzelle vorhanden:

Geschlechtspflanze (von der Carpospore bis zur Oospore) u. sporogene Fäden	eine Morphode	kein Generationswechsel.

II. Plasmaverbindungen zwischen Eizelle und Tragzelle fehlen:

Geschlechtspflanze (von der Carpospore bis zur Oospore)	1. Morphode	1. Generation
sporogene Fäden	2. Morphode	2. Generation.

Aus den schon oben besprochenen Gründen liegt auch hier wahrscheinlich der erste Fall vor.

Zum Schluß sei bei den Florideen noch der Monosporen gedacht. Wie es nach den bisherigen Befunden scheint, kommen sie besonders da vor, wo keine Tetrasporen gebildet werden, also bei den haplobiontischen Formen (Nemalionales). In seltenen Ausnahmefällen finden sich Monosporen auch an Geschlechtspflanzen diplobiontischer Spezies, so z. B. bei *Nitophyllum punctatum* (Svedelius, Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. 1914). Da sie an Pflanzen sitzen, welche später Geschlechtsorgane tragen und auch ebensolche Individuen erzeugen, so sind sie als eine Nebensporenform aufzufassen, welche mit dem Generationswechsel nichts zu tun hat.

In den bis jetzt erörterten Beispielen sind die geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation insofern einander gleichwertig, als sie beide autotrophe und daher selbständige Pflanzen sind. Bei Moosen, Gymnospermen und Angiospermen ist dagegen eine Generation abhängig von der anderen. Am geringsten ist diese ernährungsphysiologische Abhängigkeit bei den Bryophyten; bei ihnen stehen übrigens Gamophyt und Sporophyt nicht, wie man annehmen könnte, durch Plasmaverbindungen in Zusammenhang, sondern sind Selblinge (Kienitz-Gerloff, Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. 1892; Piskernik, Österr. botan. Zeitschrift 1914, p. 107 ff.).

Wenn wir Gymnospermen und Angiospermen gegenüber den Pteridophyten als reduzierte Formen auffassen, bei denen der weibliche Gamophyt als selbständige Morphode verloren gegangen ist und mit dem ihn tragenden Sporophyten zu einer Morphode geworden ist, so können wir die bei ihnen vorliegenden Verhältnisse folgendermaßen darstellen:

Monöcische Gymnospermen und monöcische und zwitterige Angiospermen:

Sporophyt und reduzierter weiblicher Gamophyt	1. Morphode
männlicher Gamophyt	2. Morphode.

Diöcische Gymnospermen und diöcische Angiospermen:

männlicher Sporophyt	1. Morphode
weiblicher Sporophyt und reduzierter weiblicher Gamophyt	2. Morphode
männlicher Gamophyt	3. Morphode.

Die Zahl der Morphoden ist also durch die Reduktion vermindert, und Generationswechsel (Morphodenwechsel) liegt wegen der Reduktion des weiblichen Gamophyten nicht mehr vor.

Auch wenn wir die Morphoden mit Hilfe der Selblinge definieren, kommen wir zu dieser Auffassung, da es wahrscheinlich ist, daß das reduzierte weibliche Prothallium bei den Gymnospermen ebenso wie der Embyrosack der Angiospermen mit den umgebenden Geweben des Sporophyten in protoplasmatischer Verbindung steht.

III. Der Generationswechsel im Tierreich.

Zur weiteren Klärung der oben gegebenen Auffassung vom Generationswechsel seien noch kurz einige zoologische Beispiele besprochen. Allgemein unterscheiden die Zoologen zwei Arten von „Generationswechsel", die Metagenesis und die Heterogenesis. Unter Metagenesis verstehen sie den regelmäßigen Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen, wie er auch in allen besprochenen botanischen Beispielen vorliegt. Die Heterogonie umfaßt dagegen alle übrigen Fälle von abwechselndem Auftreten verschiedener Generationen, besonders rein geschlechtlicher und parthenogenesierender, also nur Fälle, welche im Pflanzenreich nicht vorkommen[4]).

Diese Einteilung besitzt, wie schon Korschelt (Handwörterbuch der Naturwissenschaften IV, p. 328) betont, den Mangel, daß unter Heterogonie die verschiedensten Typen zusammengefaßt sind. Korschelt hält es daher für erwünscht, den Namen Heterogonie auf die Fälle zu beschränken, in denen rein geschlechtliche (ge-

4) Unter den Pflanzen gibt es zwar Spezies, welche befruchtungsbedürftige und parthenogenesierende Morphoden ausbilden; aber dann kommen diese Morphoden stets nebeneinander, nie in regelmäßigem Wechsel vor.

trennt-geschlechtliche oder hermaphrodite) mit ungeschlechtlichen Generationen regelmäßig abwechseln.

Für den Wechsel von nach Morphologie und Leistung verschiedenen Morphoden, bei welchen allen die Fortpflanzung vermittels befruchteter Eizellen stattfindet, aber ein Unterschied darin besteht, daß die eine Generation hermaphrodit, die andere getrenntgeschlechtlich ist, schlage ich nun den Namen Homoiogenesis vor.

Wir haben demnach folgende Fälle des Generationswechsels (Morphodenwechsels) zu unterscheiden:

1. Metagenesis (eine hermaphrodite Morphode bezw. zwei getrenntgeschlechtliche folgen auf eine mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung),
2. Heterogenesis (eine Morphode mit parthenogenesierenden und eine solche mit befruchtungsbedürftigen Eiern wechseln regelmäßig ab),
3. Homoiogenesis (hermaphrodite und getrenntgeschlechtliche Morphoden, also zwei im Vergleich zu denen der Metagenesis und der Heterogenesis einander sehr ähnliche Arten der Fortpflanzung wechseln regelmäßig).

In den im folgenden besprochenen Beispielen ist besonders darauf zu achten, daß die Differenzierung in zwei oder mehrere Morphoden unter allen Verhältnissen geschieht; eine Ausbildung mehrerer Modifikationen infolge verschiedener Ernährung (im weitesten Sinne, also einschließlich Lichtgenuß, Wärmegenuß u. s. w.) hat mit der oben definierten Morphodenbildung nichts zu tun, und demgemäß rechnet man zweckmäßigerweise nach unserer Definition diejenigen Fälle, welche zwar im allgemeinen als „Generationswechsel" bezeichnet worden sind, aber nur Wechsel von Ernährungsmodifikationen darstellen, nicht mit zu dem hier behandelten Morphodenwechsel; sie sollen aber weiter unten noch besprochen werden.

Bei Protozoen hat Hartmann (Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1914) eine ähnliche Scheidung wie die nach unserer Definition eintretende versucht. Er unterscheidet zwischen fakultativem und obligatorischem Generationswechsel. Der fakultative Generationswechsel besteht darin, daß verschiedene Arten der Fortpflanzung miteinander wechseln können, nämlich dann, wenn die äußeren Verhältnisse sich ändern, aber nicht miteinander zu wechseln brauchen, wenn die äußeren Verhältnisse die gleichen bleiben. Obligatorischer Generationswechsel liegt stets dann vor, wenn in der Natur ein regelmäßiger Wechsel stattfindet. Ob dieser Wechsel aber unter allen Verhältnissen erfolgt oder infolge äußerer Einflüsse, die in der Natur regelmäßig wechseln, ist Hartmann ziemlich gleichgültig: er berücksichtigt diesen Punkt erst in zweiter Linie, indem er von obligatorischem Generationswechsel, der sich experimentell in einen fakultativen verwandeln läßt, und von einem streng obligatorischen spricht. Im ersten Falle läge das Obligatorische also in den äußeren Verhältnissen, nicht in der betreffenden Spezies.

1. Metagenesis.

Eins der bekanntesten und zugleich typischsten Beispiele für die Metagenesis bei den Protozoen ist der Entwicklungszyklus der Trichosphärien. Es wechseln bei ihnen regelmäßig zwei Morphoden, von denen die eine, die „Agamonten" sich auf ungeschlechtlichem Wege, durch Agametenbildung, fortpflanzt, die andere, die „Gamonten", Isogameten erzeugen, deren Kopulation wieder Agamonten liefert:

Trichosphärium:

Agamonten	1. Morphode	1. Generation
Gamonten	2. Morphode	2. Generation.

Daß sowohl die Individuen der geschlechtlichen wie die der ungeschlechtlichen Morphode sich vegetativ durch Zweiteilung vermehren können, ist für das Wesen dieses Morphodenwechsels belanglos.

Ähnliche Fälle finden sich auch in anderen Klassen der Protozoen. Freilich wird häufig der regelmäßige Wechsel der Morphoden gestört, so s. B. bei den Coccidien, deren „Schizonten" entweder zu Makro- und Mikrogameten liefernden Gametocyten werden können oder zu neuen Coccidien heranwachsen; nur im ersten Falle liegt typische Metagenesis vor, im zweiten Falle haben wir einen Wechsel von drei Morphoden, von denen überdies die eine (im folgenden die erste) mehrmals hintereinander auftreten kann: Das Coccidium (1. Morphode) zerfällt in Schizonten, aus den Schizonten entstehen neue Coccidien (2. Morphode); deren Schizonten liefern Makro- und Mikrogameten, durch deren Verschmelzung eine Oocyste (3. Morphode) entsteht: diese bilden Sporocysten und darin Sporozoiten; die Sporozoiten werden wieder zu Coccidien.

Auch bei Polystomella, deren „Generationswechsel" in einem Wechsel der makrosphärischen und mikrosphärischen Morphode besteht, können durch die Art der Fortpflanzung der makrosphärischen Morphode Abweichungen von der typischen Metagenesis bedingt werden.

Bei den Metazoen ist die Metagenesis der Salpen und der Cölenteraten am bekanntesten.

Cölenteraten mit getrenntgeschlechtlichen Medusen:

Polyp	1. Morphode	1. Generation
männliche Meduse	2. Morphode	2. Generation.
weibliche Meduse	3. Morphode	

Cölenteraten mit hermaphroditen Medusen:

Polyp	1. Morphode	1. Generation
Meduse	2. Morphode	2. Generation.

Salpen:

solitäre Salpe	1. Morphode	1. Generation
Kettensalpe	2. Morphode	2. Generation.

Für einige Anneliden, die Sylliden, wird Metagenesis angegeben; jedoch liegt bei diesen kein regelmäßiger Wechsel rein geschlechtlich und rein ungeschlechtlich (durch Knospung) sich vermehrender Individuen, also kein Morphodenwechsel vor, sondern die Stammtiere einer durch Knospung entstandenen Kette können sich auch geschlechtlich fortpflanzen, so daß also geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung nicht immer wechselnd, sondern auch neben einander vorkommen.

2. Heterogenesis.

Als Heterogenesis soll hier — wie schon gesagt wurde — nur der Wechsel von parthenogenesierenden und rein geschlechtlichen Morphoden bezeichnet werden; die parthenogenesierenden können freilich auch pädogenesierend sein.

Ein typisches Beispiel hierfür liefern uns einige Distomeen. Aus ihren Eiern gehen Miracidiumlarven hervor, die sich einkapseln und zu Sporocysten werden In einer Sporocyste entstehen dann aus parthenogenesierenden Eiern (wie neuerdings nachgewiesen ist, nicht durch innere Knospung) direkt Distomeen oder Larven von Distomeen, die Cercarien. Es wechselt also eine parthenogenesierende und zwar pädogenesierende und eine rein geschlechtliche Morphode miteinander ab:

Distomeen-Typus 1:

Miracidiumlarve — Sporocyste	1. Morphode	1. Generation
(Cercarie —) Distomum	2. Morphode	2. Generation.

Bei anderen Distomeen tritt dadurch eine weitere Komplikation ein, daß aus den Sporocysten Redien hervorgehen und erst aus deren parthenogenesierenden Eiern Cercarien. Es wechseln hier zwei morphologisch verschiedene parthenogenesierende (pädogenesierende) und eine rein geschlechtliche Morphode ab.

Distomeen-Typus 2:

Miracidiumlarve — Sporocyste	1. Morphode	1. Generation
Redie	2. Morphode	2. Generation
Cercarie — Distomum	3. Morphode	3. Generation.

Allgemein wird auch der Fortpflanzungszyklus der Gallwespen als Heterogenesis beschrieben: z. B. bei *Neuroterus lenticularis* liegen die Verhältnisse wahrscheinlich folgendermaßen:

Neuroterus:

„Weibchenbestimmerin“ (parthenogenesierend)	1. Morphode	1. Generation
„Männchenbestimmerin“ (parthenogenesierend)	2. Morphode	
befruchtungsbedürftiges Weibchen	3. Morphode	2. Generation.
Männchen	4. Morphode	

Es wäre zwar möglich, daß die „Weibchenbestimmerinnen“ und die „Männchenbestimmerinnen“ eine Morphode sind und daß die einzelnen Individuen nur durch äußere Einflüsse teils veranlaßt würden, (diploide) weibchenerzeugende Eier, teils (haploide) männchenerzeugende Eier hervorzubringen; das würde aber nicht von prinzipieller Bedeutung sein.

Manche andere als Heterogenesis beschriebene Fälle (z. B. Chermiden mit 5 „Generationen“ in zweijährigem Zyklus) gehören wohl nicht zu der Heterogenesis im oben definierten Sinne.

3. Homoiogenesis.

Als Homoiogenesis soll — wie gesagt — der Wechsel von getrenntgeschlechtlichen und hermaphroditen Morphoden bezeichnet werden.

Als typisches Beispiel hierfür seien die Anguilluliden angeführt. Ihre eine Morphode (1. Generation) ist hermaphrodit protandrisch, die beiden anderen (2. Generation) getrenntgeschlechtlich; überdies ist die hermaphrodite Morphode endoparasitisch, die getrenntgeschlechtlichen sind freilebend. Beide Generationen wechseln regelmäßig miteinander ab.

Anguilluliden:

endoparasitische Anguillulide	1. Morphode	1. Generation
männliche freilebende Anguillulide	2. Morphode	2. Generation.
weibliche freilebende Anguillulide	3. Morphode	2. Generation.

IV. Der Ernährungsmodifikationswechsel.

Im Tierreich gibt es eine große Menge von Beispielen, welche zur Heterogenesis gerechnet werden, aber nicht zu dem Generationswechsel in unserem Sinne gehören, weil es sich bei ihnen nicht um den Wechsel zweier oder mehrerer unter allen Verhältnissen verschiedener Morphoden handelt, sondern um den Wechsel von mehreren aus ernährungsphysiologischen Gründen verschiedenen Modifikationen einer Spezies. Die Beeinflussung der Morphologie durch äußere Faktoren ist in einigen Fällen experimentell nachgewiesen. Bei denjenigen Spezies, für welche eine experimentelle Prüfung der Verhältnisse noch fehlt, müssen wir die Frage, ob Morphodenwechsel oder Ernährungsmodifikationswechsel vorliegt, einstweilen offen lassen.

In der Natur wechseln die äußeren Faktoren, welche die Morphologie der Individuen beeinflussen, infolge der Periodizität der Jahreszeiten regelmäßig ab, und daher gewinnt der damit zusammenhängende Ernährungsmodifikationswechsel in bezug auf die Erscheinungen große Ähnlichkeit mit einem Morphodenwechsel; verschieden ist eben nur der Grund der Erscheinungen, in dem einen Falle Beeinflussung der Morphologie durch äußere Faktoren, in dem anderen die Fähigkeit der Individuen, unabhängig von der Wirkung der äußeren Verhältnisse stets eine bestimmte Morphologie zu erzeugen.

Mit Sicherheit steht die Ausbildung verschiedener Ernährungsmodifikationen für einige Lepidopteren (*Vanessa*) und Daphniden fest.

V. Allgemeine Bemerkungen über die Bedeutung des Generationswechsels (Morphodenwechsels) und seine Beziehungen zur Chromosomenzahl.

Es ist des öfteren in der Botanik der Versuch gemacht, gestützt auf den „Generationswechsel" phylogenetische Spekulationen anzustellen. Es wurde bei Pflanzen der „Generationswechsel" als ein Kennzeichen der Verwandtschaft betrachtet, eine Annahme, die aber wohl nicht mit Recht bestehen kann, wie aus Arthur Meyer's Auseinandersetzungen in seiner Arbeit über die Vorvegetation (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1910) hervorgeht. Beispielsweise wird ganz besonders häufig der Generationswechsel der Bryophyten und Pteridophyten als ein Merkmal für enge Verwandtschaft hingestellt. Daß es jedoch keineswegs wahrscheinlich ist, daß sich die Pteridophyten von den Bryophyten ableiten, geht aus anderen Tatsachen hervor; es müssen daher nach Ansicht von Bower, Goebel, Arthur Meyer, Potonié (Literaturangaben bei A. Meyer l. c.) vielmehr Bryophyten und Pteridophyten als zwei parallele Entwicklungsreihen mit vielleicht gleichem Ausgangspunkte angesehen werden. Noch viel weniger werden natürlich z. B. die Generationswechsel der einzelnen Phäophyceenfamilien mit dem der Florideen und Archegoniaten etwas zu tun haben.

Es muß demnach, wie auch schon Buder (Berichte p. 569) hervorhebt, der Generationswechel im Laufe der Phylogenie an verschiedenen Stellen im Pflanzenreiche entstanden sein. Dabei werden wohl in den einzelnen Fällen die äußeren Verhältnisse das Zustandekommen dieses Morphodenwechsels veranlaßt und die Art seiner Ausbildung veranlaßt haben.

Was die Beziehungen zwischen Generationswechsel und Chromosomenreduktion anbelangt, so ist wohl die Zahl derer, welche die Meinung vertreten, daß diese Vorgänge nichts mit einander zu schaffen haben, jetzt schon größer als die der Anhänger der entgegengesetzten Ansicht. Durch eine ansehnliche Menge von Arbeiten ist gezeigt, daß die Gestalt des Individuums von der Chromosomenzahl unabhängig sein kann. Die Züchtung von Moosgamophyten mit diploiden Kernen und von Moossporophyten mit tetraploiden Kernen, die Entstehung von Farnsporophyten mit haploiden Kernen, die Bildung von *Oenothera*-Mutationen, welche z. B. 27 statt 28 Chromosomen besitzen, sind Erscheinungen, welche von keinen merklichen Änderungen der Morphologie begleitet werden. Auch im Tierreich sind derartige Fälle gefunden worden; am bekanntesten ist wohl *Ascaris megalocephala*, die in die beiden nur cytologisch verschiedenen, morphologisch nicht zu unterscheidenden Varietäten *univalens* und *bivalens* gespalten ist. Auffällig ist auch die ex-

perimentell hervorgerufene parthenogenetische Entstehung von diploiden und haploiden *Artemia*-Individuen (vgl. Korschelt-Heider, Entwicklungsgeschichte).

Die Identifizierung des Generationswechsels mit dem Wechsel haploider und diploider Lebensabschnitte war durch die botanischen Cytologen vorgenommen und wird jetzt besonders durch Bonnet (Progressus rei botanicae 1914), Claussen (Kultur der Gegenwart III, IV, 1), Lotsy (Stammesgeschichte) u. a. verteidigt.

Demgegenüber haben vor allem Goebel, Kuckuck, Oltmanns den cytologischen Standpunkt abgelehnt. Buder, Kylin und Renner haben in ihren neuesten Arbeiten über den Generationswechsel das gleiche getan, und, um auch in ihrer Nomenklatur ihre Auffassung zum Ausdruck zu bringen, haben sie — unabhängig voneinander — für den Wechsel zwischen haploidem und diploidem Lebensabschnitt den Namen „Phasenwechsel" eingeführt[5]). Vielleicht hilft diese Bezeichnung, die an sich ja eigentlich ganz überflüssig ist, da dem Phasenwechsel keine Bedeutung zukommt, auch die Cytologen von ihrer cytologischen Auffassung des Generationswechsels abzubringen und wieder zur morphologischen Auffassung zurückzuführen.

Kylin hat freilich die cytologischen Momente aus seiner Definition des Generationswechsels noch nicht ganz eliminiert; seine Betrachtungen gipfeln in dem Satze: „Ist dagegen die neue Generation der sporenbildenden morphologisch oder cytologisch[6]) ungleich, so entsteht ein Generationswechsel."

Buder und Renner trennen dagegen den Phasenwechsel und Generationswechsel scharf. Renner schreibt: „Generationswechsel und Kernphasenwechsel bedingen einander keineswegs notwendig", und den Generationswechsel definiert er folgendermaßen: „Ein Generationswechsel ist da vorhanden, wo außer der Zygote mindestens eine obligate Keimzellform, eine echte Sporenform, vorhanden ist, die nicht unmittelbar bei der Keimung der Zygote entsteht. Eine Generation ist ein von zwei verschiedenen obligaten Keimzellformen eingefaßter Entwicklungsausschnitt, der einigermaßen ansehnliches Wachstum zeigt."

Diese Definition ist von vornherein bei den Pflanzen allein brauchbar. Allgemeiner definiert Buder; auch er trennt Phasenwechsel und Generationswechsel scharf von einander, überdies spricht er noch von einem dritten Rhythmus, dem Gestaltwechsel. Dieser ist aber grundsätzlich verschieden von dem oben definierten Morphodenwechsel, da auch ein einzelnes Individuum im Laufe seiner Entwicklung mehrere „Gestalten" annehmen kann, wie z. B. der

5) Auch Fischer hat diese Bezeichnung anstelle des Ausdrucks „antithetischer Generationswechsel" vorgeschlagen (Goeldi und Fischer, 1916 p. 46).

6) Von mir gesperrt.

Moosgamophyt zwei Abschnitte des „Gestaltwechsels" umfaßt, Protonema und geschlechtsreife Moospflanze. In derartigen Fällen, wo es sich um verschiedene Gestalt eines Individuums handelt, ist es aber wohl besser, die alten Namen Jugendform und Altersform beizubehalten und den Namen „Gestaltwechsel" in dem obigen Sinne ganz aus dem Spiele zu lassen. Immerhin ist Buder's Trennung von Phasenwechsel und Generationswechsel ein Schritt, welcher schon wesentlich zur Klärung des Begriffs des Generationswechsels beitragen konnte. Buder definiert unter vollkommener Abstraktion von den Chromosomenverhältnissen: „Der Generationswechsel ist dadurch charakterisiert, daß in bestimmter Folge verschiedenartige Generationen miteinander abwechseln."

Im übrigen besteht, wie Prof. Arth. Meyer in seinen Vorlesungen stets besonders betonte, eine Beziehung zwischen Generationswechsel (Morphodenwechsel) und Chromosomenreduktion nur dadurch, daß es offensichtlich vorteilhaft sein muß, wenn diejenige Morphode, welche die Geschlechtszellen produziert, haploid ist, weil dann jede Zelle des Individuums ohne Vorbereitung (durch Reduktionsteilung) zur Geschlechtszelle werden kann. In der Tat findet man eine derartige Lage der Reduktionsteilung bei allen Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und bei den Florideen und Dictyotaceen. Bei den hier in Betracht kommenden Phäosporeen sind die cytologischen Verhältnisse noch nicht hinreichend bekannt. — Im übrigen ist die Lage der Reduktionsteilung prinzipiell gleichgültig.

Cytologische Untersuchungen bei der Gametenbildung und Befruchtung des Coccids Adelea ovata.

Von **Johanna Greiner**, Freiburg i. Br.

(Vorläufige Mitteilung.)

Im Januar 1918 vollendete ich im zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. eine ausführliche Arbeit unter obigem Titel, die ich auf Anregung von Prof. Dr. Doflein unternommen hatte. Da die Kriegsverhältnisse den Druck ausführlicher Arbeiten verhindern oder doch sehr verzögern, so seien an dieser Stelle die wichtigsten Resultate meiner Untersuchung kurz zusammengefaßt. Ausführliche Nachweise können in diesem Zusammenhang nicht gegeben werden, ferner muß ich vorläufig auf eine Darstellung der natürlichen und künstlichen Reininfektion mit *Adelea orata*, auf genaue Angaben über die angewandten Techniken und die Wiedergabe der zahlreichen Abbildungen der verschiedenen Stadien ver-

zichten. Zur Übersicht über den gesamten Entwicklungskreis von *Adelea ovata* ist das Schema, Fig. A [1]), beigefügt.

Schellack und Reichenow (1913) entdeckten bei ihrer Nachuntersuchung der Coccidien aus *Lithobius forficatus* als viertes

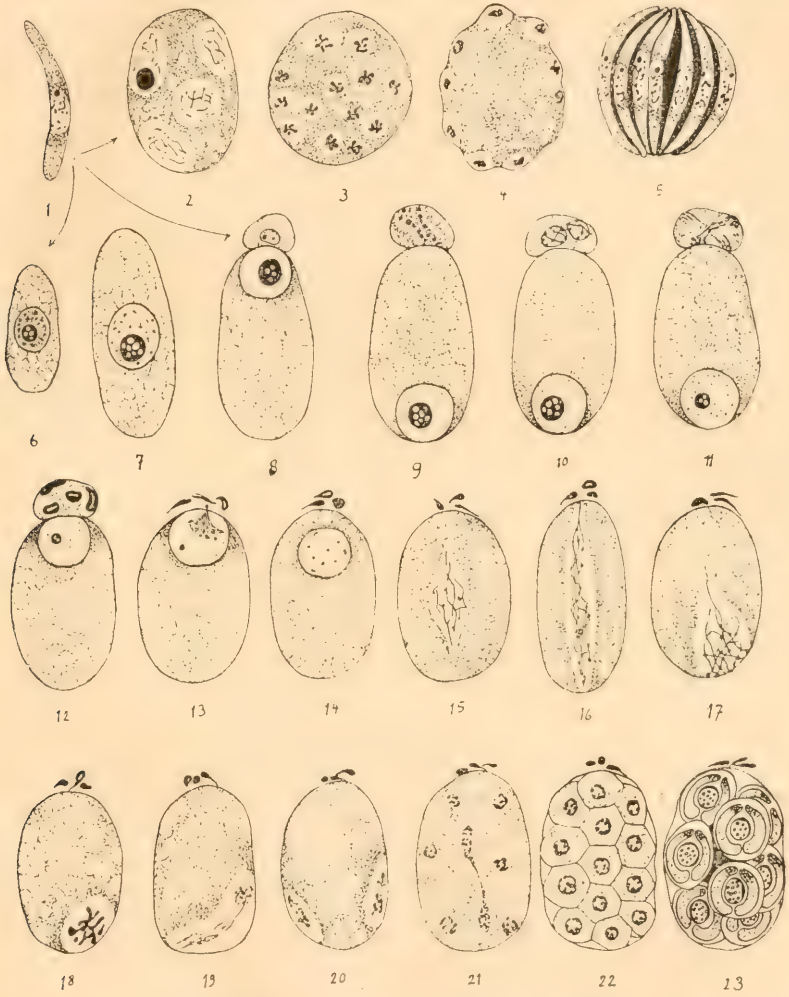


Fig A. Schema der Entwicklung von *Adelea ovata*.
1—5 ungeschlechtl. Fortpfl (Schizogonie). 1 Merozoit (oder Sporozoit), 2, 3 vielkernige Schizonten, 4, 5 Merozoitenbildung. 6—23 geschlechtl. Fortpfl. 6 junger Makrogamet, 7 herangewachsener Makrogamet, 8 Anheftung eines Mikrogametozyten, 9—12 Mikrogametenbildung, 13 Befruchtung, 14—16 Ausbildung des Längsnetzes, 17 Rückzug des Längsnetzes, 18 Chromosomenbildung, 19-21 sporogoniale Teilungen, 22, 23 Sporenbildung.

1) Das Schema der Entwicklung von *Adelea ovata* ist nach eigenen Präparaten gezeichnet. Was die Schizogonie anbetrifft, bedarf es wohl späterer Ergänzung. Bis jetzt stimmen meine Beobachtungen über Schizogoniestadien mit denen Schellack's und Reichenow's überein.

Coccid dieses Tausendfüßlers *Barrouxia schneideri*, dessen Stadien von früheren Untersuchern in den Entwicklungskreis der drei andern *Lithobius*-Coccidien

Adelea ovata,
Eimeria lacazei und
Eimeria schubergi

hineingedeutet worden waren.

Die angekündigte Nachuntersuchung der andern *Lithobius*-Coccidien durch Schellack und Reichenow ist offenbar infolge der Kriegsereignisse nicht erschienen. Über *Adelea ovata* und *Eimeria lacazei* liegen nur kurze Mitteilungen ohne Abbildungen von ihnen vor. Obwohl ich nun ihre Hauptresultate über das Vorkommen von vier *Lithobius*-Coccidien und den Entwicklungskreis von *Adelea ovata* nur bestätigen kann, veranlassen mich besondere Beobachtungen, meine Ergebnisse zu veröffentlichen. Einige meiner Beobachtungen weichen auch von ihren Angaben ab.

Eigenartige Kernbilder, welche in meinen Präparaten nachweisbar waren, veranlaßten Prof. Doflein, mich besonders auf die Beobachtung der cytologischen Grundlagen der geschlechtlichen Vorgänge bei *Adelea* hinzuweisen. Die Bilder, die ich beobachten konnte, weichen in vielen Punkten vollkommen von allem ab, was bisher bei Coccidien beschrieben und hinreichend genau abgebildet wurde.

Ich konnte die Angaben Schellack's und Reichenow's in bezug auf *Adelea ovata*

1. daß ein geschlechtlicher Dimorphismus der Schizonten nicht vorliegt,
2. daß multiple Kernteilungen nicht vorkommen,
3. daß Reifungserscheinungen in der von früheren Autoren beschriebenen Weise nicht zu beobachten sind,

vollkommen bestätigen.

Inwiefern meine Befunde von ihren Angaben und vor allem von denen früherer Untersucher abweichen, soll hier kurz dargestellt werden.

Die Entwicklung der Makrogameten von *Adelea ovata* bis zur Befruchtung fand ich ähnlich wie Schellack und Reichenow. Während des Heranwachsens verteilt sich die chromatische Substanz immer feiner auf dem Gerüst des Kernes. Letzterer wird bläschenförmig und erscheint schließlich chromatinarm. Der Binnenkörper ist vakuolisiert, ohne weitere Struktur. Er wird vor der Befruchtung nicht ausgestoßen, sondern langsam aufgelöst. Nach meinen Präparaten ist sein klein gewordener Rest noch während der Befruchtung sichtbar (Fig. 4 u. 5), um bald darauf ganz zu verschwinden. Verschieden von früheren Beobachtungen traten bei meinen Bildern im Zellplasma der Makrogameten Granula auf,

deren Zahl bis zur Befruchtung zu (Fig. 4 u. 5) und nach ihr abnahm (Fig. 7). (Bei Fig. A nicht angedeutet.) Sie sind mit Eisenhämatoxylin und Bordeaux-Rot braunschwarz gefärbt, von kugelförmiger oder unregelmäßiger Gestalt. Sie scheinen zum Aufbau der Cystenmembran zu dienen, die nach der Befruchtung gebildet wird, da sie auf den der Befruchtung folgenden Bildern nahezu oder ganz verschwunden sind.

Die Mikrogametenentwicklung stellte sich nach meinen Präparaten abweichend von den Untersuchungen aller früheren Autoren heraus. Die Anhaftung eines Merozoiten an einen der Längsachsenpole der weiblichen Zelle, wodurch er zum Mikrogametocyten wird, erfolgt, wenn der Makrogametenkern an die Oberfläche eines der genannten Pole gewandert ist. Der von dem weiblichen Kern eingenommene Pol wird zum Befruchtungspol. Der eben angeheftete Mikrogametocyt rundet sich ab; sein Kern enthält einen exzentrisch gelegenen Binnenkörper. Dieser wird im Laufe der ersten Kernteilung im Mikrogametocyten aus dem Kern ausgestoßen, ist noch außerhalb desselben im Plasma sichtbar und verschwindet dann auf den folgenden Entwicklungsstadien.

Der Kern schickt sich zur ersten Teilung an, indem er sich in die Länge streckt. Figuren, die fortgeschrittene Teilungsphasen darstellen und nach meinen Präparaten hier anzuschließen sind, zeigen den längsgestreckten Kern von Gerüstfäden durchzogen, die mit stark färbbaren Körnern von verschiedener Größe besetzt sind (Fig. 1). Es sind zum Teil parallel verlaufende, zum Teil sich kreuzende Fäden. Diese Figuren können aber auch als Telophasen angesehen werden, wenn mir dazwischenliegende Teilungsbilder trotz der Untersuchung reichlichen Materials entgangen sind. Es bleibt deshalb diese Frage noch offen.

Die Fäden sammeln sich an den zwei Polen der Teilungsfigur, und dort rücken die dunkeln Körner dichter zusammen. Die Verbindung der neugebildeten Tochterkerne zerreißt, sie werden voneinander getrennt und runden sich zu zwei Ruhekernen ab. In ihrem Innern verlaufen die mit dunkeln Körnern besetzten Gerüstfäden. An das Zweikern-Stadium schließt sich die zweite Teilung im Mikrogametocyten. Nach meinen Bildern ist sie der ersten ähnlich. Auch hier können noch Zwischenstufen der Teilung liegen, die ich noch nicht beobachtete.

Doch ist das Ergebnis dieser zweiten Teilung von dem der ersten verschieden.

Bei der Bildung der Tochterkerne rücken die dunkel gefärbten Körner dicht zusammen zu kompakten Stäbchen mit keulenförmig verdickten Enden. Sie treten in allen vier Kernen mit offenbar konstanter Zahl zu 4—5 auf; es sind deutliche Chromosomen (Fig. 2). Ihr unvermitteltes Erscheinen an dieser Stelle ist noch

nicht geklärt, da sie während der Teilungen selbst nicht beobachtet wurden. Nach Verfolgung ihrer Schicksale bei der Teilung und nach ihr sind wir berechtigt, die dunkel gefärbten Körner auf den Gerüstfäden als chromatische Substanz anzusprechen.

Jeder der vier neugebildeten Tochterkerne ist von einem hellen Hof umgeben. In jedem verschmelzen nun die Chromosomen zu einem annähernd kreisförmig gebogenen Strang, der in seiner Mitte eine helle Zone umschließt und an dem meist jetzt schon ein mehr spitzes und ein mehr abgerundetes Ende unterscheidbar ist. Diese ringförmigen Gebilde strecken sich zu einem mehr oder weniger schmalen Oval in die Länge und knicken dann innerhalb ihres hellen Kernraumes um (Fig. 3). Vor oder bei dem Ablösen dieser nahezu fertig ausgebildeten Mikrogameten schlagen die Enden sich auseinander, und an dem spitzen Ende wird eine Geißel gebildet. In wenigen Fällen glaubte ich noch eine zweite Geißel zu beobachten, was ich aber nicht mit Sicherheit festlegen möchte.

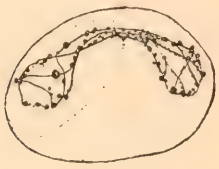


Fig. 1.

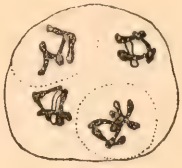


Fig. 2.

Fig. 3.

Mikrogametocyten in verschiedenen Stadien der Mikrogametenbildung. (Fig. 1 u. 2 Vergr.: 2200; Fig. 3 Vergr.: 1800.)

Diese Beobachtungen stehen im Gegensatz zu denen Siedlecki's (1899), denen sich auch Schellack und Reichenow anschließen und denen Dobell's. Siedlecki hält die erste Teilung im Mikrogametocyten für eine Karyokinese und glaubt, daß bei der zweiten eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Seine Erörterungen sind aber nicht eingehend genug zum Beweise dieser Meinung und seinen diesbezüglichen Abbildungen fehlen cytologische Einzelheiten. Es ist wohl sehr naheliegend hier eine Reduktion zu vermuten. Da ich aber die Zahl der Chromosomen vor den Teilungen und ihr Verhalten während derselben nicht feststellen konnte, sondern nur ihr unvermitteltes Auftreten am Ende der zweiten Teilung, so kann ich diesen Vorgang noch nicht mit Sicherheit als Reduktion bezeichnen. Letzteres scheint aber die wahrscheinlichste Deutung zu sein.

Dobell's abweichende Ergebnisse beruhen, wie seine Abbildungen zu zeigen scheinen, auf ungenügender Fixierung des Materials. In meinen Präparaten waren den seinen ähnliche Figuren nicht zu beobachten.

Auch die Befruchtung stellt sich nach meinen Bildern verschieden von den früheren Beschreibungen dar. Einer der vier ausgebildeten Mikrogameten dringt an dem Befruchtungspol in den Makrogametenkern ein. Seine chromatische Substanz verbreitet sich in Form von feinen und gröberen Körnern kegelförmig von der Eintrittsstelle aus in das Innere des weiblichen Kernes (Fig. 4 u. 5). Der Rest des eingedrungenen Mikrogameten ist meist als rundes „stark färbbares Körperchen" an der Oberfläche der Eintrittsstelle gelegen, und von ihm aus beginnt die Spitze des Kegels (Fig. 5). Bei einem Befruchtungsbild war aus der Anordnung zu erschließen, wie die chromatische Substanz von diesem „Körperchen" aus auf feinen Strahlen in den Makrogametenkern eindringt. Der weibliche Kern enthält zu dieser Zeit außer dem kleinen Rest des Binnenkörpers noch mehrere stark gefärbte Brocken von unregelmäßiger Gestalt.

Fig. 4.

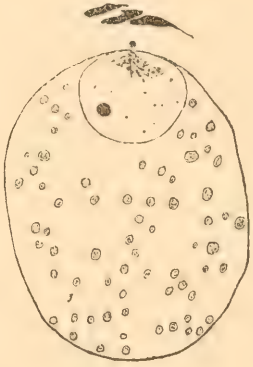


Fig. 5.

Befruchtung von *Adelea ovata*. (Fig. 4 Vergr.: 2200, Fig. 5 Vergr.: 1200.)

Was über eine vor der Befruchtung stattfindende Reifung am Makrogametenkern zu sagen ist, soll später besprochen werden.

Das Synkaryon wandert nach der Befruchtung gegen die Mitte der weiblichen Zelle, zieht sich in Richtung der Längsachse in zwei Spitzen aus, in die seine Gerüstfäden hineinverlaufen. Es streckt sich so lange bis die zwei zugespitzten Enden die Zelloberfläche berühren. Auf langen, oft verschlungenen Fäden, die von Pol zu Pol durch die ganze Zelle ziehen, sind in verschiedener Dichte stark färbbare Körner gereiht (Fig. 6).

In der Coccidien-Literatur ist dieses Kernstadium als „Befruchtungsspindel" bekannt. Um die hier falsche Vorstellung einer Teilungsspindel auszuschließen, nannten wir diese Figur „Längsnetz des Synkaryons". Denn vor der ersten Kernteilung in der Zygote zieht es sich ganz an den dem Befruchtungspol entgegengesetzten Pol zurück (vergl. Kunze 1907, *Archeobius*

herpobdellae). An dem letztgenannten Pol sammeln sich alle Fäden des Längsnetzes in einem hellen abgeschlossenen Kernraum. Es gehen aus ihnen kürzere, dickere Stäbchen hervor, die 1. sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben, 2. stets an dieser bestimmten Stelle des Entwicklungskreises auftreten, 3. offenbar in konstanter Zahl zu 8—10 vorhanden sind, 4. sich längsspalten in 16—20. Somit sind sie als Chromosomen charakterisiert (Fig. 7 u. 8).

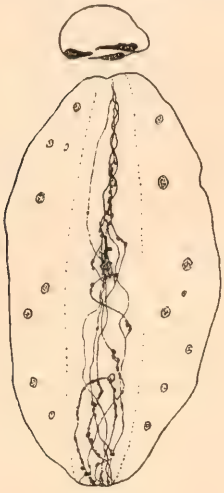


Fig. 6.

Längsnetz des Synkaryons. („Befruchtungsspindel.") (Vergr.: 1700.)

Fig. 7.

Zygote. Im Kern Ausbildung von 8—10 Chromosomen, die sich spalten.

Fig. 8.

(Fig. 7 Vergr.: 1500; Fig. 8 Vergr.: 2200.)

Die weitere Umbildung dieser Chromosomen bei der nun folgenden ersten Sporenteilung ist mir noch nicht bekannt. Es treten während der ganzen Sporenbildung deutliche Chromosomen in den Kernen auf, deren Zahl ich noch nicht festlegen konnte.

Die Befruchtung mit den ihr folgenden Stadien ist auch von Siedlecki, Schellack und Reichenow und Debaisieux (1911) beschrieben. Letzterer fand ebenfalls eine langsame Auflösung des Binnenkörpers vor der Befruchtung. Er ist der Meinung, daß das Chromatin des „Karyosoms" sich auf dem Kernnetz verteilt, welches dadurch wieder in die Erscheinung tritt. Es ist aber heute noch nicht entschieden, ob die im Kern von Coccidien vorhandenen Binnenkörper überhaupt Chromatin enthalten. Nach dem Verschwinden des Binnenkörpers beschreibt Debaisieux die aus langen Chromatinfäden bestehende Längsspindel im Makrogameten; die Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne ist ihm unbekannt. Der befruchtete Kern rückt an die Oberfläche und erleidet dort seine erste sporogoniale Teilung. Über diese Vorgänge gibt Debaisieux nur sehr wenige und ungenügende Abbildungen.

Siedleckis Beschreibung der mit der Befruchtung zusammenhängenden Stadien verdient noch besonderes Interesse, da wir hiermit auf das Problem der Reifung stoßen. Die Reihenfolge bei und nach der Befruchtung beschreibt er von meinen Ergebnissen verschieden und auch ohne näher einzugehen auf die Umbildungen der chromatischen Substanz. Vor der Befruchtung beobachtete er Vorgänge am Makrogametenkern, die er für Anzeichen einer Reifung hält. Das Karyosom (Binnenkörper) bläht sich auf, bildet Knospen, die sich nach seiner Beschreibung auflösen und das Chromatinnetz verstärken. Der Kern wandert an die Oberfläche der Zelle und „une partie de la chromatine nucléaire s'échappe à la surface de la coccidie". Er nennt diesen Vorgang „épuration nucléaire". Alle späteren Autoren beobachteten nichts dergleichen. So ist wohl die auf seiner Fig. 21 abgebildete ausgestoßene Kernsubstanz, die dem Makrogameten anliegt und den Reifungskörper darstellen soll, ein Kunstprodukt oder etwas zufällig Angelagertes.

Jollos (1909) beschreibt folgendes als Reifung am weiblichen Kern. Karyosom und Kern strecken sich in die Länge, rücken an die Zelloberfläche, halbieren sich, worauf eine Hälfte nach außen abgegeben wird. An schlecht fixierten Stellen weniger Präparate war mir manchmal ein in die Breite gedrückter Kern mit Binnenkörper begegnet, was mich veranlaßt, die Funde von Jollos auf ungenügend fixiertes Material oder durch den Präparatausstrich gepreßte Makrogameten zurückzuführen.

Trotzdem ich nun bis jetzt keinen Reifungsvorgang an dem weiblichen Kern vor der Befruchtung finden konnte, so läßt doch der Vergleich der relativen Chromosomenzahlen darauf schließen, daß an irgendeiner Stelle des Entwicklungskreises von *Adelea ovata*, vielleicht erst nach der Befruchtung, doch Reifungserscheinungen auftreten. Denn die Mikrogametenkerne enthalten vor der Befruchtung etwa die halbe Chromosomenzahl wie der weibliche Kern nach der Befruchtung. Im Anschluß an die letztere tritt Spaltung der Chromosomen auf, deren Nachweis in der ausführlichen Arbeit genau gegeben werden wird.

So scheint mir der Weg, auf dem es sicher möglich sein wird, das Problem der Reifung für *Adelea ovata* zu lösen, gegeben durch die Zählung der Chromosomen in den Kernen der zwei- bis vielkernigen Sporencysten, der Sporoblasten und Sporozoiten und ferner der vielkernigen Schizogoniestadien. Dabei wird erkannt werden, wann einfache und wann doppelte Chromosomenzahl vorliegt und an welcher Stelle die Reduktion stattfinden muß. Allerdings ist die Zählung der Chromosomen mit großen Schwierigkeiten verbunden infolge der Kleinheit der betreffenden Kerne und der oft dicht übereinander liegenden Chromosomen. Nur ein reichliches Material kann hierbei Sicherheit gewähren.

Die Überwinterung unserer Stechmücken.

(III. Mitteilung der Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise unserer Stechmücken, herausgegeben von E. Bresslau)[1].

Von Dr. **Fritz Eckstein**, z. Z. Feldhilfsarzt, Strassburg (Els.).

Trotz vieler in den letzten Jahren angestellten Beobachtungen ist die Frage, wie unsere Stechmücken den Winter überdauern, noch immer nicht ganz entschieden. Für manche Arten finden sich bei den einzelnen Autoren recht verschiedene Angaben. Bei der Wichtigkeit der Frage für die Stechmückenbekämpfung erscheint es deshalb wohl nicht überflüssig, das, was wir bis heute darüber wissen, kurz zusammenzufassen und durch weitere Beobachtungen zu vervollständigen.

Alle Beobachter stimmen darin überein, daß die Männchen im Herbst ausnahmslos zugrunde gehen, die Puppen dagegen in den letzten Herbsttagen ausschlüpfen. Die übrigen Stände, also die Eier, Larven und Weibchen vermögen zu überwintern; in welchem Zustande die Überwinterung stattfindet, darin bestehen jedoch bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten; eine jede scheint im allgemeinen nur in einer für sie charakteristischen Entwicklungsform den Winter zu überdauern. Allerdings sind, günstige Verhältnisse vorausgesetzt, Ausnahmen hiervon nicht ausgeschlossen.

So überwintert, um gleich ein Beispiel anzuführen, *Culex pipiens* im allgemeinen als Imago. Allein schon im Winter 1916/17 wie auch im Winter 1917/18 haben wir in Straßburg während des ganzen Winters in einem geheizten Keller Larven, Puppen, Weibchen und sogar Männchen gefunden. Letztere verschwanden allerdings immer wieder sehr bald nach dem Ausschlüpfen, sie gingen wohl zugrunde.

Nach Schneider (Beitr. z. Kenntnis d. Culiciden in d. Umgebung v. Bonn, Verh. Nat. Verein preuß. Rheinl. und Westfalens Bd. 70, 1913) überwintern als Imagines *Anopheles maculipennis*, *Culiseta* (*Theobaldia*) *annulata*, *Culex pipiens* und *Culex territans*; bei *Culicada rexans* nimmt er die Überwinterung im Imaginalzustand für wahrscheinlich an. Als Larven überwintern *Anopheles bifurcatus* und *nigripes* (letztere Art nach Galli-Valerio zitiert), als Eier endlich *Aëdes cinereus*, *Culicada cantans*, *morsitans* und *nemorosa*, für *Culicada annulipes*, *lateralis*, *ornata* und *stictica* finden sich keine Angaben.

Nach den viele Jahre fortgesetzten Untersuchungen von Galli-Valerio und Rochaz de Jongh[2] überwintern als Imagines *Culex pipiens* und *Culiseta annulata*, *Anopheles maculipennis*, *bifurcatus* und *nigripes*, sowie *Culicada rexans*. Larvenüberwinterung wird für *Culicada nemorosa* und *Anopheles bifurcatus* angegeben.

1) I. und II. Mitteilung, s. diese Zeitschr. 37, 1917, S. 507—532.
2) Centralblatt f. Bakt. u. Parasitenkunde 32, 38, 43, 46, 48, 49, 51, 72, 76, 78.

Bei den in den letzten Jahren in Straßburg und Umgebung durchgeführten Arbeiten zur Stechmückenbekämpfung ließ sich für die einzelnen Arten folgendes feststellen:

Anopheles maculipennis Meig. Im allgemeinen wurden nur überwinternde Imagines angetroffen. Männchen waren nie zu finden, dagegen habe ich einige Male im Spätherbst (Mitte November) noch vereinzelte mittelgroße Larven gefunden, die, soweit ich sie zuhause in Aquarien im ungeheizten Zimmer hielt, alle zugrunde gingen. Später waren bis jetzt keine Larven nachzuweisen, doch erscheint es immerhin nicht ganz ausgeschlossen, daß auch sie sich, ähnlich wie *Culex pipiens*, unter günstigen Verhältnissen über den Winter zu erhalten vermögen.

In der Wahl der Örtlichkeiten zur Überwinterung ist das Weibchen nicht sehr wählerisch, nur müssen zwei Bedingungen unbedingt erfüllt sein. Der Platz, an dem es sich festsetzt, muß ganz trocken und vor jedem stärkeren Luftzug geschützt sein. Wir werden es also nur an trockenen, windgeschützten Stellen zu suchen haben, an feuchten fehlt es vollständig. Bei Straßburg ist es überall sehr häufig, in Kellern, Schuppen, Festungswerken, oft sozusagen im Freien, in den Nischen und Mauerwinkeln neben Toren. Gegen große Kälte ist es also sehr resistent.

Das Licht scheint für die Wahl des Platzes keine ausschlaggebende Bedeutung zu haben, wenigstens fand ich die Tierchen ebenso an hellen wie an dunklen Stellen gleich häufig an.

Mehrfach angestellte Versuche ergaben, daß die überwinternden Weibchen schon im Februar stachen — die Stechmückenweibchen stechen im allgemeinen während der Überwinterung nicht —, sowie sie einige Stunden im warmen Zimmer gehalten worden waren. Nach dem Verlassen der Winterquartiere suchen die Weibchen mit Vorliebe Ställe auf, um sich vor der Eiablage mit Blut anzufüllen.

Anopheles bifurcatus L. Von *Anopheles bifurcatus* waren bis jetzt nie überwinternde Weibchen nachzuweisen. Die Art überwintert wohl ausnahmslos als Larve, wenigstens unter den gewöhnlichen Verhältnissen.

Während der Wintermonate traf ich die kleinen Larven in den meisten der in unseren Auwäldern so häufigen Grundwasserlöcher an, ebenso an den Rändern größerer Sümpfe, nicht aber in herumstehenden Wasserbehältern. Man fand sie allerdings nicht an der Oberfläche des Wassers, wie in der wärmeren Jahreszeit, sondern meist am Grunde der Löcher zwischen abgefallenem Laub. Auch in teilweise mit Eis bedeckten Tümpeln fand ich sie wiederholt, einmal bei einer Wassertemperatur von 3,5° C. Auch Galli-Valerio[3]) fand sie so, sogar zwischen zwei Eisschichten. Die über-

3) Centr. f. Bakt. u. Parasitenkunde Bd. 32.

winternde Larve erscheint dunkler als die, welche man während des Sommers findet, sie ist viel weniger lebhaft, ihre Bewegungen sind viel langsamer.

Während die Larve in den Monaten Mai bis Juli überall häufig zu finden ist, findet man sie in den Wintermonaten mehr vereinzelt. Dementsprechend wird man im Frühjahr verhältnismäßig wenig Imagines finden. Diese liefern aber eine große Zahl von Larven, aus denen dann die zweite Generation des Jahres hervorgeht, die infolgedessen zahlreicher auftritt. In der Tat findet man in den Monaten September bis Oktober die meisten Imagines. Auch Prell[4]) (1917) hat beobachtet, daß die Imagines in den Herbstmonaten häufiger sind[5]).

Anopheles nigripes Staeger ***(Coelodiazesis plumbea).*** Mit der eigentümlichen Lebensweise dieser Art, welche sie noch mit *Culicada ornata* teilt, hängt es zusammen, daß hier die Art der Überwinterung nicht so einfach festzustellen ist. Wie zuerst Martini (1915) nachgewiesen hat, lebt die Larve von *nigripes* zusammen mit der von *ornata*, ausschließlich in den kleinen Wassermengen, die man häufig in hohlen Bäumen findet und die oft so voll Mulm stecken, daß man bei oberflächlicher Betrachtung kein Wasser sieht.

Wie überwintert nun wohl diese Stechmückenart? Wohl kaum als Larve. Denn während des Winters sind diese Wasserstellen entweder ganz trocken oder aber bis an den Grund zugefroren. Mir ist es aus diesen Gründen bis jetzt nicht möglich gewesen, überwinternde Larven zu finden, trotzdem ich wiederholt in den mir als Brutplätze bekannten hohlen Bäumen während der Wintermonate nachschaute und von dem Mulm unter Wasser setzte. Ob sie als Ei überwintert, wie die nachher zu besprechende *Culicada ornata*, ist ungewiß, wenigstens konnte ich bisher keine überwinternden Eiee finden. Sie wird also wohl als Imago den Winter überdauern, wie Galli-Valerio und Rochaz de Jongh angeben[6]).

Culex pipiens **und** ***Culiseta annulata*** Meig. Für diese beiden Arten steht allgemein fest, daß sie im Imaginalzustande überwintern, und zwar in Kellern, Schuppen, Höhlen, Festungswerken, wo man sie oft zu Hunderttausenden eng nebeneinandersitzend beobachten

4) Biologische Beobachtungen an *Anopheles* in Württemberg. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie XIII, 1917.

5) Auch die *bifurcatus*-Weibchen suchen hier, oft in sehr großer Zahl, die Viehställe auf, besonders in den Ortschaften am Breuschkanal.

6) Centralblatt f. Bakt. u. Parasitenkunde Bd. 32. Wenn die beiden Forscher in Bd. 43, 1907 Biol. Zeitschrift angeben, daß sie mit den Larven von *bifurcatus* auch solche von *nigripes* überwinternd angetroffen haben, so mag das daher rühren, daß sie die richtige *nigripes*-Larve, die nur in hohlen Bäumen lebt, damals noch nicht gefunden hatten. Die Notiz in Bd. 48, 1918, nach der Larven von *nigripes* aus Mulm und feuchten Blättern aus einem hohlen Baum gezüchtet wurden, ließen immerhin die Möglichkeit offen, daß die Eier dort überwintert hätten, sie können aber ebensowohl gerade von einem überwinternden Weibchen abgelegt sein.

kann. Die Stellen, die sie sich heraussuchen, müssen windgeschützt und feucht sein. Wir haben oben gesehen, daß *Anopheles maculipennis* unbedingte Trockenheit verlangt. Dementsprechend werden wir in den zu untersuchenden Räumen trotz gemeinsamen Vorkommens *Anopheles maculipennis* von *Culex pipiens* und *Culiseta annulata* räumlich getrennt finden, *Anopheles* an den trockenen Stellen, die beiden anderen an den feuchten. Auch sie stechen gerne, schon im Januar, wenn sie einige Zeit im Warmen gehalten wurden.

Culiseta glaphyroptera Schiner. Diese anscheinend seltenere Art überwintert als Weibchen. Ich fand sie im Winter 1916/17 in einem alten, leeren Höhlenkeller bei Mutzig U.-E. zusammen mit *Culex pipiens* und *Culiseta annulata* in ganz vereinzelten Exemplaren, die in etwa 1 m Höhe über dem Boden an der Felswand (Sandstein) saßen.

Culex territans Walk. Von *Culex territans* überwintert ebenfalls die Imago. Ich fand die Weibchen überwinternd in einem Festungswerk bei Straßburg zusammen mit denen von *Culex pipiens*, sehr vereinzelt, wie ja auch die Art hier nicht eben häufig ist.

Culicella morsitans Theob. Während Schneider angegeben hatte, daß *Culicella morsitans* sicher nicht als Larve überwintert, muß ich auf Grund der folgenden Beobachtungen annehmen, daß dies, wenigstens in den Wäldern um Straßburg i. E. doch der Fall ist.

Im Sommer 1916 (Juli bis Oktober) wurden keine Larven hier gefunden. Wären solche vorhanden gewesen, so hätten sie mir unbedingt auffallen müssen; wurden doch alle Wasserstellen in den Wäldern um Straßburg von unseren Mannschaften, die mir immer Proben der vorhandenen Brut mitbrachten, unter Kontrolle gehalten, außerdem auch von mir immer abgefischt. Ebenso waren 1917 von Mai bis Mitte Oktober nirgends Larven zu finden. Ich entdeckte dieselben zuerst im Walde von Straßburg-Neuhof am 24. November 1916 in einem kleineren Tümpel, dessen Boden mit abgefallenem Laub bedeckt war, unter einer leichten Eisdecke. Sie befanden sich alle am Grunde des Tümpels unter dem Laub versteckt und konnten erst nach Aufrühren desselben einzeln gefangen werden.

Einige Zeit darauf, am 12. Dezember 1916, wurden Larven derselben Art im Walde von Straßburg-Ruprechtsau aufgefunden. Auch hier in einem kleineren, aber tiefen Tümpel, dessen Boden mit einer dicken Schicht abgefallenen Laubes bedeckt war und dessen Oberfläche teilweise eine Eisdecke trug. Die Wassertemperatur betrug 8°. Wie im oben angeführten Tümpel waren auch hier die Larven unter dem Laub versteckt und kamen erst nach dem Aufrühren desselben mit langsamen, trägen Bewegungen an die Oberfläche des Wassers. Beide Male handelte es sich um kleinere,

etwa halb ausgewachsene Exemplare, von denen ein Teil herausgefangen wurde.

Zuhause wurden die Tierchen in ein Aquarium gesetzt, dessen Boden ebenso mit abgefallenem, modrigen Laub bedeckt wurde, wie ich es an der Fundstelle beobachtet hatte. Sie hielten sich nun ebenso wie draußen andauernd unter dem Laub versteckt und kamen nur selten und dann immer nur für kurze Zeit an die Wasseroberfläche zur Atmung. Dies blieb so während des ganzen Winters, trotzdem die Tierchen sich im geheizten Raum befanden. Als nun draußen, Anfang Februar 1917, ein großer Witterungsumschlag plötzlich eintrat und die Temperatur ziemlich in die Höhe ging, fanden sich alle Larven an der Oberfläche des Wassers ein und waren im Gegensatz zu ihrer seitherigen Ruhe sehr beweglich. Von diesem Zeitpunkt ab sah man sie häufiger an der Oberfläche des Wassers. Als es am 28. Februar nach einer kühleren Wetterperiode wieder verhältnismäßig warm war, waren sie fast immer oben. Danach trieben sie sich fast immer wieder in dem Laub am Boden der Aquarien herum, bis sie sich Anfang Mai verpuppten. So haben sie also den Winter im Larvenstadium überdauert.

Daß sie aber nicht nur im warmen Zimmer die kalte Jahreszeit überstehen, beweist die folgende Beobachtung:

Zu Beginn des Jahres 1917 fand ich die *morsitans*-Larven in demselben Tümpel im Rheinwald bei Ruprechtsau bei einer Wassertemperatur von 3,5° C. Diese Larven waren ebenso groß wie die im Zimmer gehaltenen. Auch sie hielten sich unter dem Laub am Boden des Tümpels auf und konnten in größerer Zahl erst nach Aufrühren der oberflächlichen Laubschicht gefangen werden. Am 18. März desselben Jahres fing ich dann die Larven in Gesellschaft solcher von eben ausgeschlüpften *cantans*- und *nemorosa*-Larven in einem Waldgraben bei Brumath und dann in einem kleineren Tümpel am 19. März bei Lingolsheim in Gesellschaft von *Culicella Theobaldi*-Larven, zusammen mit *Branchipus stagnalis*. Auch diese Larven waren fast ganz erwachsen.

Während des ganzen Frühjahrs und Sommers 1917 waren keine Larven von *Culicella morsitans* zu finden. Erst im Herbst des Jahres fand ich wieder ganz kleine Larven in den Tümpeln des Ruprechtsauer Waldes. Sie waren auch während des Winters draußen zu finden, zusammen mit denen von *Anopheles bifurcatus*.

Im Frühjahr 1918, am 14. März, fand ich die Larven, fast erwachsen, wieder in den Tümpeln des Brumather Waldes, in denen ich sie schon früher gefunden hatte, dagegen wurden im Ruprechtsauer Wald keine gefangen[7]).

7) Infolge des niedrigen Wasserstandes lagen alle Tümpel trocken.

Die Art bildet also wohl nur eine Generation im Jahr und überwintert als Larve[8]).

Mansonia Richiardii Ficalbi. Auch *Mansonia Richiardii* weicht in mancher Beziehung sehr von den übrigen Stechmücken ab und zeigt besonders in ihrer Lebensweise verschiedene Merkwürdigkeiten. Man findet die Imagines ganz vereinzelt an verschiedenen Stellen der Wälder, in der Umgebung von Straßburg, immer in der Nähe großer, tiefer Altwasser, von Juli bis Oktober. Wie ich beobachten konnte, legt das Weibchen seine Eier in Gelegen von Schiffchenform auf die Oberfläche eben dieser tiefen Gewässer. Die ausschlüpfenden Larven setzen sich — ganz anders als die übrigen Stechmückenlarven — in der Tiefe des Wassers, im Schlamm, an Pflanzenwurzeln fest und suchen niemals zur Atmung die Oberfläche des Wassers auf. Ebenso verhalten sich die Puppen. Auf eine Beschreibung im einzelnen kann ich hier nicht eingehen, sie würde zu weit führen; ich behalte mir dieselbe für eine spätere Mitteilung vor.

Von *Mansonia Richiardii* überwintern die Larven am Grunde der tiefen Altwasser, in denen sie leben.

Aëdines. Die im folgenden zu besprechenden Arten überwintern alle als Ei. Es sind dies: *Aëdes cinereus* Meig., *Culicada nemorosa* Meig., *nigrina* n. sp., *diversa* Theob., *lateralis* Meig., *ornata* Meig., *dorsalis* Meig., *rexans* Meig. und *cantans* Meig., die sämtlich hier in der Umgebung von Straßburg von mir nachgewiesen werden konnten.

Setzt man Rasenstücke, bezw. Walderde, von Brutstellen unter Wasser, so wird man jederzeit, auch im Winter, junge Larven der an der betreffenden Stelle vorkommenden Schnakenarten erhalten. Alle meine dahingehenden Versuche zu besprechen würde zu weit führen, nur einige Daten seien hier genannt.

Am 13. Dezember 1916 nahm ich aus dem Wald von Ruprechtsau von einer während des Sommers Grundwasser führenden Bodensenkung die oberflächliche Erdschicht mit nach Hause und setzte sie am 18. Dezember unter Wasser. Am 25. Dezember zeigten sich die ersten Larven, die, im geheizten Zimmer gehalten, rasch heranwuchsen, und sich schließlich am 2. Januar 1917 verpuppten. Die aus den Puppen am 10. Januar ausschlüpfenden Imagines, 2 Männchen, waren solche von *Culicada nemorosa*.

Am 16. Dezember 1916 wurden von einer anderen Stelle aus demselben Wald Stücke der Laubdecke, die sich aus dem im Herbst desselben Jahres gefallenen Laub gebildet hatte, abgehoben und

8) Von *Culicella theobaldi Meijere* (Tijdschrift vor Entomologie Deel 54, 1911) fand ich nur wenige erwachsene Exemplare im März 1917 zusammen mit *morsitans*-Larven.

unter Wasser gesetzt. Am 23. Dezember zeigte sich die erste junge Larve und am 26. und 27. Dezember je zwei weitere kleine Larven, die alle gut gediehen und sich am 4. Januar 1917 zum dritten Male häuteten. Sie verpuppten sich um den 16. Januar 1917 und ergaben drei Exemplare von *Culicada cantans*.

Endlich noch ein Beispiel aus den Vorfrühlingstagen: Am 18. März 1917 fand ich in einem Tümpel im Walde bei Brumath neben erwachsenen Larven von *Culicella morsitans* kleine von *Culicada cantans*, *nemorosa* und *diversa*, sowie vom *Aëdes cinereus*, die erst vor wenigen Tagen ausgeschlüpft waren und sich um den 4. April verpuppten. Etwa acht Tage später, am 28. März, war der Tümpel durch Ansteigen des Grundwassers bedeutend verbreitert, und es waren wieder frisch ausgeschlüpfte Larven der vorhin genannten Arten nachzuweisen. Sie hatten sich offenbar aus den auf der oberflächlichen Erdschicht des Ufers zwischen dem Moos u. s. w. liegenden Eiern entwickelt, denn Schnaken waren zu dieser Jahreszeit noch nirgends zu sehen.

Auch für *Cul. vexans*, *nigrina*, *dorsalis*, *Aëdes cinereus* und die anderen Arten ließen sich entsprechende Belege anführen, zumal da ich bei manchen derselben viele Hunderte von Larven zugleich erhielt.

Überall, wo wir es mit temporären Tümpeln im Sinne Bresslau's zu tun haben, die während des Sommers Stechmücken hervorbringen, werden wir in den ersten Frühjahrstagen nach dem Steigen des Grundwassers die entsprechenden frisch ausgeschlüpften Larven finden, ja, man kann, einige Übung vorausgesetzt, unter Umständen die kleinen schwarzen Eier in dem Mulm ganz leicht finden, wie dies Bresslau in dem ersten dieser Beiträge zur Lebensweise unserer Stechmücken genauer beschrieben hat.

Damit will ich meine Ausführungen schließen. Sie zeigen, daß die Winterbekämpfung der Stechmücken in der zur Zeit üblichen Weise, bei der man nur die überwinternden Weibchen zu vernichten sucht, auch bei sorgfältigster Durchführung nur einen kleinen Teil unserer Schnaken treffen kann.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der Universitäts-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

Abel, O. 6. 34. 109.
Adlerz, G. 160.
Alfken, J. D. 187.
d'Alton 368.
Ambronn 273.
André 161.
Apathy 50.
Arago 416.
Aristoteles 364. 403. 438.
Arisz, W. H. 237. 253.
Armand-Delille, M. P. 157.
Arrhenius 96.
Asher 47.
d'Auberton 407.
Auer 237.
Aurivillius 186.

Baar 223.
Babák 135.
Babkin 60. 62. 64. 66. 67. 70. 72. 74. 75. 76. 77. 78. 80. 94. 97. 98. 99. 100.
Baer, K. E. v. 358. 439. 447. 453.
Baird 258.
Bally 463. 473. 477.
Balzer 145.
Barber, T. C. 129.
Bardeleben, v. 371. 453.
Barlow 463. 477.
Bateson, W. 330. 463. 477.
Bauer, G. 144. 159.
Baur, H. 20. 34. 253. 475. 477.
Bautzmann, G. 146.
Bayliss 84.
Becher, E. 98. 315.
Bechstein, W. 251. 253.
Bela Farkas 50.
Beneke 475. 477.
Bengen 70.
Berg, v. 304.
Bergmiller 106.
Bergson 316.
Bernhard 283.
Bernoulli 335.
Berthold 371. 453.
Bethe, A. 118. 127. 133. 211. 350. 502.
Biedermann 51. 135.
Bielschowsky, A. 453.
Bilfinger 144.
Blaauw, A. H. 237. 253.
Blainville 416.
Blaringhem, L. 7. 34.
Blegvad 201.
Bliedner 371. 377. 453.
Bloch, L. 246. 253.
Blum 295.
Blumenbach 361. 453.
Boecker, E. 479.
Boldyreff 81.
Boller 148.
Bönner, W. 123.
Bonnet, Ch. 234. 253. 364. 380. 453. 521.
Bonnier, J. 237. 253.
Bonnier, G. 462. 477.
Botazzi 47.
Bovie, W. T. 232. 253.
Bower 520.
Boysen Jensen P. 199.
Brauer, A. 394. 481. 494. 499.
Braun, A. 9. 34.
Braus 451.
Bravais, L. 28, 34.
Breitenbach 463. 467. 474. 477.
Breßlau, E. 530.
Bretscher, K. 296.
Brun, R. 111. 117. 126. 211. 349. 355. 499.
Buchenau 14. 34.
Buchner, Paul 457.
Buddenbrock, W. v. 385.
Buder, J. 237. 252. 253. 505. 511. 520.
Buffon 363. 380. 413. 434. 453.
Bunsen 223.
Burck, W. 472. 477.
Burian 135.
Burkill 11. 35.
Buttel-Reepen, v. 185. 290.

Camper, Petrus 407. 434.
Candolle, de 2. 35. 232. 234. 253.
Candolle, M. A. P. de 253.
Capteyn, J. C. 340.
Carus, J. V. 397. 448. 474. 478.
Celakovsky, L. J. 24. 35.
Chatellier, H. 277. 283.
Chishin 64. 65.
Clark 238.
Claussen 521.
Cockerell 11. 35.
Cohnheim 76.
Collin, J. E. 318. 328.
Coquillet 319.
Cornetz 128. 212. 504.
Correns, C. 462. 469. 475. 477. 507.
Courtin 403.
Crawley 113.
Cuenot, L. 50.
Cuvier 357. 382. 397. 453.
Czuber, E. 334.

Dacqué 372. 442.
Daday 258.
Dahl 177.
Dahlgren, K. V. O. 16. 35. 469. 473. 478.
Dangers, P. 253.
Darwin, Charles 5. 35. 367. 443. 461. 472. 478.
Darwin, Erasmus 367. 424. 453.
Daubenton 434.
Deherrain 253.
Delage 387.
Delpino, F. 126. 468. 478.
Demoll 385.
Detmer, W. 222. 253.
Dieffenbach 198.
Diembrowski 144.
Dobell 526.
Doflein, F. 159. 459. 524.
Donisthorpe, H. 123. 318. 322. 328.
Dorno, C. 224. 254.
Dorsey 21. 35.
Downing, Elliot R. 490. 498. 499.
Driesch, H. 43. 84. 85. 90. 316.
Dubois-Reymond 372. 453.
Duchartre, P. 464. 478.
Dufour, Leon 327.
Dugès 421.
Duhamel, M. 234. 254.
Duméril 417.

Ebbinghaus 218.
Eckstein, Fritz 530.
Edinger 214.
Ege, Wilh. 394.
Ehrenbaum 391.
Eichler 10. 35.
Eisner 143.
Ellenberger 45. 46. 47. 49. 87. 91. 96.

Emery 118. 124. 163. 175. 351.
Emmelius 111.
Engelmann 25. 83. 289.
Erréra, L. 463. 478.
Escherich, K. 116. 162.
Esmarch, v. 224.
Euler, H. v. 249. 254.

Fage, L. 394.
Falck 15. 35.
Falta, K. 143. 160.
Famintzin, A. 223, 254.
Fechner 212.
Ferni 158.
Ferrant, V. 171.
Findel, H. 155. 159.
Finsen 283.
Fischer, Ed. 506. 521.
Flourens 442.
Forel, A. 127. 128. 160. 208, 345. 355. 499. 500. 501.
Fries, Th. 16.
Friese, H. 187.
Frisch, Karl v., 183. 389.
Frischeisen-Köhler 43.
Frischholz, E. 480. 489. 492. 499.
Fröhlich 89. 95.
Fröschel, P. 236. 254.
Fuchs-Wolfering 144.

Gain, E. 463. 478.
Gais 15.
Galli-Valerio 530.
Galton 12.
Gaßner, G. 237. 254.
Gaud, F. 236. 254.
Gauß 335.
Gegenbaur, Carl 46. 431. 445. 454.
Gejer 16. 35.
Geoffroy, Isidore 9. 35.
Geoffroy, St. Hilaire 357. 382. 397. 453.
Gertz, O. 15. 35.
Godoletz. L. 283.
Goebel, K. v. 6. 35. 466. 471. 476. 478. 520.
Goeldi, E. A. 106. 506.
Goethart, J. W. C. 15. 35.
Goethe, Wolfgang 1. 357. 371. 434. 454.
Gonder 154.
Gould 168.
Gräbner 257.
Grassi 392.
Green, J. R. 237. 254.
Gregory 463. 477.
Greim 148.
Greiner, Johann 522.
Gruber, B. G. 143. 159.
Guerin-Meneville 258.
Günthart, A. 477. 478.
Günther, K. 497. 499.
Gurwitsch 45. 47. 48. 83.
Guttenberg 237.
Guttenberg, H. v. 254.
Gutzeit, E. 395.

Haane 70.
Haeckel, Ernst 358. 371. 421. 442. 454.
Haecker, Valentin 43. 44. 477. 478.
Halbertsma, N. A. 246. 254.
Hancock 180.
Hanel, E. 480. 495. 499.
Hann, J. 231. 254. 313.
Harder, R, 238. 254.
Handlirsch, A. 344.
Handmann, R. 318.
Harpf 372. 454.
Harris, J. A. 11. 35. 330. 336. 472. 478.
Hartmann 505. 516.
Hartmann, Eduard v. 316.
Hausmann 289.
Hegyfoky 310.
Heiberg, H. 277. 283.
Heidel 362. 454.
Heidenhain 98.
Heidenhain, H. 44. 64.
Heidenhain, Martin 45. 47. 48. 50. 83.
Heidenhain, R. 61. 62. 63. 66. 68. 69. 72. 73. 74. 75. 77. 80. 96. 99.
Heider 521.
Heilbronn, A. 237. 254.
Heinrich, v. 144. 160.
Heinricher 16. 35.
Helmholtz 212. 371. 454.
Henning, Hans 118. 127. 208. 355. 499.
Henze 199.
Hering, Ewald 127. 209.
Hertel 232.
Hervé-Mangon 236.
Hertwig, R. v. 85. 86. 100. 316. 442. 480. 482. 498.
Hescheler, Carl 103.
Heß, C. 290. 388.
Hetsch, H. 160.
Heyden 247.
Heyer 11.
Heymann, Paul 279. 283.
Hildebrand, F. 31. 36. 461. 478.
Hirsch, Gottwalt Christian 41. 43. 45. 46. 48. 49. 54. 55. 58. 93. 96.
Hoeber 86. 95.
Hoernes 109.
Hofmeister 4. 36.
Holbach 362. 424.
Holt 394.
Huber 168.
Hürthle 83.
Huxley 442.

Ihering, v. 126.
Jacobi, H. 254.
Jacobsen, J. B. 393.
Jacoby 237.
Jaeger 3. 36.
Janet, Charles 160.
Jastrowitz, H. 144. 160.
Jensen 15. 36.
Jespersen, P. 394.
Johannsen, W. 8. 20. 36. 330.
Jollos 529.
Jones 20. 36.
Jordan 51.
Jordan, Hermann 46. 51. 85. 86. 96. 133.
Jordan, K. H. Chr. 120.
Jordan, R. 50.
Jost, Ludwig 6. 20. 36. 254. 289. 473. 475. 478.
Jussieu 2.

Kalischer 372. 454.
Kamper, 361. 364. 449.
Kant 373. 454.
Karny 180.
Karsten, G. 237. 254.
Keeble 20. 36.
Keller, C. 125.
Kerb 199.
Kerner von Marilaun 315.
Ketscher 65.
Kienitz-Gerloff 511.
Kirchhoff 377.
Kirchner, v. 464. 476. 478.
Kirschbaum 145. 160.
Kirschleger 3. 36.
Kißkalt 144.
Kißling 224.
Klaatsch 446.
Klebs, G. 7. 36. 85. 86. 90. 223. 254. 476.
Klene, Heinrich 130.
Kluyver, A. J. 232. 255.
Kniep, H. 93. 224. 255.
Knörrich 199.
Knuth, P. 462. 464. 478.
Kny, L. 462. 474. 478.
Kobelt 108.
Koch, V. 480. 481. 490. 492. 495. 499.
Kohlbrugge 358. 454.
Köhler 273.
Kolkwitz, R. 237. 255.
Kolle, W. 160.
Kölliker 139.
König. W. 160.
Korschelt 121. 515. 521.
Koßmann, R. 371. 454.

Kotte, Walter 43.
Kraft 7. 36.
Krapfenbauer, A. 480. 492. 499.
Krogh 135.
Krones, F. G. 238. 241. 255.
Krüger, Felix 200.
Krukenberg 136.
Krüß, H. 255.
Kuckuck 509.
Kuhn 386.
Kühne 72. 74.
Kunze 527.
Küster, E. 89. 90. 95. 315. 467. 478.
Kutter, Heinrich 110. 351.
Kutz, L. 143. 160.
Kyle, H. M. 393.
Kylin 505. 509. 513.

Lacépède 383.
Lagerberg 158.
Lakon 90.
Lamarck 363. 367. 413. 443. 454.
Lamettrie 362. 424.
Lampert 305.
Lang, A. 330.
Langley 231.
Latreille 398.
Laurencet 401.
Laurent, L. 2. 481. 494. 499.
Laveran 157.
Lea 72. 74.
Leclerc du Sablon 176.
Leduc 95.
Lee, Alice 19. 36.
Lehmann, E. 1. 36. 226. 251. 255.
Leibnitz 364. 406.
Leidy, J. 497. 499.
Lenz, F. 144. 160.
Levinsen 458.
Levrant 403.
Lewes 371. 454.
Lewis 510.
Leydig 271.
Liebenthal, E. 240. 251. 255.
Liebermann 144.
Linke, F. 160.
Linne, Carl 1. 36. 369.
Lipschütz, Alexander 196.
List 145.
Lobassow 64, 65.
Lo Bianco 395.
Loeb 84. 135. 232.
Loeb, L. 255.
Loeb, Jacques 262.
Lohmann 197.
Lönnberg 106.
Losch 14. 15. 36.
Lotsy 20. 36. 180. 512. 521.
Lotze 85.
Lubbock, J. 317, 329.
Lubimenko, M. 223. 255.
Lubosch, Wilhelm 357. 397. 454.
Luciani 83.
Ludwig 11. 36. 98.
Lumbao 158.
Lydekker 106.

Macallum 47.
Mac Leod 11. 36.
Magnin 32. 36.
Magnus 372. 455.
Malme 15. 36.
Mann 119.
Maquenne, L. 253.
Marshall 498.
Martenson 103.
Martini 532.
Martius 379.
Masters 6, 37.
Mathew, Albert 72.
Matula 386.
Maurer 303, 311.
Maurer, Fr. 447.
Maxikow, M. A. 237. 255.
Meckel 363. 367. 397. 448.
Meißner 3.
Meinhold, Th. 224. 255.
Mendel 20, 329. 444.
Merck 434.
Metzner 45, 60, 83.
Meyen 235.
Meyer, Arthur 506. 512.
Meyer, F. J. M. 255.
Meyer, Fritz Jürgen 505.
Meyer, R. M. 371.
Meyer, Richard 455.
Meyranx 401.
Michaud 363.
Milne-Edwards 415.
Miescher 198.
Minder 224. 255.
Mink 144.
Möbius 455.
Mohl v., Hugo 3, 37.
Molisch, H. 466. 478.
Molliard 7, 37.
Monasch 240.
Moquin-Tandon 2.
Morgenroth 153.
Mosse 145. 181.
Mrázek, A. 123.
Mühlens 143, 160.
Müller 10, 37.
Müller, G. E. 212.
Müller, H. 462. 464. 468. 479.
Müller, Johann 85.
Müller, Johannes 358. 367. 433. 439. 455.
Müller, Robert T. 257.
Munk 89. 90. 100.
Murbeck 7.
Murray 198.
Nabour 180.
Nägeli 7. 37.
Nägeli, C. v. 462. 479.
Nathanson 237.
Naumann, Einar 198.
Neger 294.
Nehring 106.
Němec 191.
Nernst 237.
Newell, Wilm. 129.
Newton 362.
Nicols 248.
Nielsen, J. N. 393.
Nienburg 237.
Nienburg, W. 255.
Noak, K. 237. 255.
Noll 44. 46. 47. 48. 60. 61. 63. 69. 72. 83.
Nussbaum, M. 480. 482. 495, 499.
Ohms 218.
Ohno, N. 255.
Oken 446.
Oker-Blom, M. 232. 255.
Olpp 160.
Oltmanns, F. 236. 255. 509.
Oppenheimer 96.
Ostenfeld, C. H. 395.
Ottenwälder, A. 238. 255.
Overton 192.
Owen, Richard 358. 366. 408. 440. 455.
Pander 363.
Pascher 509.
Pawlow 67.
Pearson 11.
Pearson, K. 330. 336.
Peckolt 187.
Pellew 20. 36.
Penzig 26. 37.
Petersen, G. J. 199.
Peyritsch 5. 37.
Pfeffer, W. 22. 90. 236. 255. 464. 479.
Pfundt, M. 472. 479.
Piéron 128. 215.
Pirquet v. 158.
Piskernik 514.
Plate, L. 180. 367. 455. 474. 479.
Platon 364.
Pledge 11, 37.
Pohlig, Hans 104.
Precht 236.
Precht, J. 255.
Prell 532.
Prilleux, G. M. 256.
Pringsheim, E. 237. 256.

Punnett, R. C. 330.
Puriewitsch, N. 233. 256.
Pütter, August 46. 196.

Rabl, Carl 446.
Raben 199.
Radl 262. 388.
Raffaele 394.
Ramme 180.
Ranvier 48.
Rathke 367.
Ratzeburg 18.
Rauther, M. 360. 455.
Reibisch 198.
Reichenau v. 145.
Reichenbach, H. 240. 250. 256.
Reichenow 523.
Reichensperger, Aug. 114. 119.
Reichert 367. 397. 448.
Reinke, J. 316. 475, 479.
Reinöhl 12, 37.
Reisinger 133.
Reitsma, J. F. 31. 37.
Rengel, C. 53.
Renner 505. 511.
Rettig 126.
Richter, O. 236. 238. 256.
Riebesell, P. 329.
Ritter, G. 19, 37.
Ritzerow, Helene 476, 479.
Rochaz de Jongh 530.
Rodenwald 154.
Roeper, J. 32. 37.
Rollier 283.
Romanes, J. T. 178.
Rood, O. N. 251. 256
Rörig 106.
Roscoe 223.
Rosenvinge 510.
Ross 315.
Rothert, W. 236. 256.
Roux 85. 421.
Rowlee, W. W. 237. 256.
Rubaschkin 78.
Rübel, E. 224. 256.
Rüschkamp, F. 124.
Rütimeyer 106.

Sachs 4. 37. 232. 256. 371. 455. 477.
Sachse 198.
Sack 145.
Samek, M. 224. 256.
Santschi 118. 128.
Saunders 332.
Sauvageau 509.
Sawitsch 78.
Schädel, Albert 143.
Schäff 106.
Schanz, Fritz 283. 456. 476. 479.
Schaudinn 153.
Schauer 2.
Scheffer 271.
Schellak 523.
Schelling 364. 455.
Scheunert 45. 46. 47. 49. 87. 91. 96.
Scheuring 389.
Schiefferdecker, Paul 276. 283.
Schilling, C. 160.
Schimmer 52.
Schimper 126, 224.
Schimper, A. F. W. 256.
Schimper, Carl 11. 34.
Schmidt A., 224. 256.
Schmidt, Joh. 391.
Schmidt, O. 360. 408. 455.
Schmidt, W. J. 269.
Schmidtgen 145.
Schmitt, Cornel 396.
Schmitz, Hermann 319. 329. 456. 509.
Schmitz, P. 318.
Schneider 371. 455. 530. 533.
Schopenhauer 100. 316. 373.
Schott, Gerh. 393.
Schübeler 236.
Schulze, J. 232. 256. 295
Schulze, P. 482. 484. 489. 492. 494. 499.
Schupp, Ambros 324.
Schürhoff, P. N. 188.
Schwab, F. 224. 256.
Schwendener 22.
Seemann 16. 37.
Semon 127. 217. 502.
Shibata 195.
Shull, G. H. 330.
Sieber 144.
Siedentopf 270.
Siedlecki 526.
Siemens, C. William 236.
Sierp, Hermann 221.
Silatschek, K. 143, 160.
Silvestri 119.
Simmel 371. 455.
Sirks 2, 37.
Sokoloff 61. 63. 69.
Sokolowsky, Alex. 101.
Solms 21. 37.
Sömmering, Thomas 361. 434.
Soret 436.
Spemann 360. 408. 455.
Sperlich, A. 238. 256.
Spinoza 364.
Spiro 47.
Stadelmann 145.
Staeger, R. 346.
Stahl, E. 475. 479.
Stamati 136.
Stameroff, K. 237. 256.
Stark 15. 37.
Starling 84.
Steentrup 224.
Steiner 371. 455.
Steinmann 109.
Stempell 137.
Stenger E. 236. 255.
Stenzel 5. 37.
Stephensen, K. 395.
Steudel 51.
Stevens, N. E. 470. 479.
Stieda 358.
Stöhr 46.
Stocker, O. 396.
Stoppel, R. 237. 256.
Strasburger 7. 190.
Strobl, Gabriel 318. 329.
Strohl 135.
Strubberg, A. 394.
Studer 106.
Stuhr, J. 250. 256.
Stumper, Robert 160. 345.
Sturm 12. 37.
Svedelius 510. 513.
Szymanski, J. S. 340.

Tahara 19.
Tammes, T. 12. 37.
Taning, Vedel A. 394.
Tappeiner v., H. 284. 289.
Teichmüller, J. 240. 256.
Thaller von Draga, L. 144. 160.
Thelen, O. 237. 240. 256.
Thiele 232.
Thomson, A. 497. 499.
Thunberg 135.
Timiriazeff 289.
Tischler, G. 461. 479.
Toppe, O. 494. 499.
Trabert, W. 231. 257.
Treub 126.
Treviranus 363. 369. 455.
Tröndle, A. 238. 257.
Tschermak 90.

Unna, P. G. 276. 283.
Uexküll, v. 135.

Velenovsky 5. 37.
Verhoeff 186.
Verschaffelt 12. 37.
Verrall 318. 329.
Verworn 63. 80. 84. 85. 86. 89. 90. 92. 93. 94. 95.
Vicq d'Azyr 360. 407. 455.
Viehmeyer, H. 112. 117. 129. 351.
Virchow, R. 358. 371. 434. 444. 455.
Virey 422. 436.
Vöchting. H. v. 6. 37. 223. 257. 466. 477. 479.

Voege, W. 237. 247. 257.
Vogel, R. 130.
Vogler 32. 37.
Vogt, E. 232. 237. 257. 369.
Vogt, I. G. 257.
Voigt, F. S. 455.
Volkelt, Hans 220.
Vosseler 181.
Vránek, I. 249. 257.
Vries de, H. 7. 38.
Vrolik 19.
Vuillemin 17. 38.

Warburg, O. 125.
Warming, Eugen 224. 257.
Wasielewski v. 371. 455.
Wasmann, E. 112. 116. 130. 160. 165 ff. 216. 317. 351. 456. 502. 504.
Watelet 12. 38.
Weber, L. 106. 257.
Weichardt, H. 395.
Weinland 39. 139. 142. 385. 386.
Weismann 442.
Weldon 31. 38.
Weltner, W. 490. 499.
Werber, H. 160.
Werner 150.
Westwood, J. O. 318, 329.
Wettstein 6. 508.
Wheeler, W. M. 113. 118. 160. 180. 351.
Wiesner, I. 223. 257.
Wigand 5.
Wille 512.
Wilschke, A. 238. 257.
Winkler, Hans 22. 38. 190.
Wislicenus 20.
Withney, D. D. 497. 498. 499.
Witte 16. 38.
Wohlgemuth 74.
Wolfe 512.
Wolff 199.
Wolf, H. Fr. 232. 363.
Woltereck 198.
Wood, J. H. 318. 329.
Wundt 212.
Wunne 247.
Wurtz 157.
Wynnes 247.

Yamanouchi 509.
Yano, M. 124.

Zacher, Fr. 180.
Ziegler, J. 160.
Ziegler, Kurt 159. 160.
Ziegler, E H. 474. 479.
Ziemann 143. 160.
Zimmer, Carl 180.
Zittel 417.

Alphabetisches Sachregister.

Aalmonté 198.
Aal, Nahrung 203.
Abarten 4.
Abax, Verhalten zum Wasser 342.
Abnormität 6.
Abra alba, Nahrung 201.
Abstammung, monophyletische 443.
Abstammungslehre 360.
Abutilon 10.
Acer Pseudoplatanus 11.
Adelea ovata 522.
Adoption (bei Ameisen) 351.
Adoxa moschatellina 12.
Adoxa moschatellina, Griffelkanal 188.
Aëdes 530, 535.
Affen, Auslösung v. Malariarezidiven 154.
Agrimonia Eupatorium 18.
Akademiestreit 357. 397.
Aktinometer, nach Heyden, nach Wunne 247.
Algen 395.
Alterseinflüsse bei Phyllopoden 263.
Altersstar 285.
Ameisenbekämpfung 129.
Ameisenbiologie 110, 116.
Ameisen, dulotische 163.
Ameisengäste 111. 118. 168. 216. 319.
Ameisenhaufen 169.
Ameisen, Makrogynen 164.
Ameisen, myrmekophile 163.
Ameisen, parasitische 163.
Ameisen u. Pflanzen 125.
Ameisenpsychologie 126. 208. 499.
Ameisenschutztheorie 126.
Ameisen, Sinne 128.
Ameisen, soziale, Symbiose 123.
Ameisenspiele 168.
Amikalselektion 122.
Amitose 194.
Amphipoden 395.
Androdiöcie 507.
Anemone nemorosa 14.
Anergates 176.
Angiospermen 507. 515.
Anguilluliden 519.
Anomalie 6.
Anoncodina austriaca (Verhalten zum Wasser) 341.
Anopheles bifurcatus L. 145. 531.
Anopheles maculipennis Mg. 145. 531.
Anopheles nigripes 532.
Antheridien 507.
Anthropomorphismus 208. 355.
Antirrhinum 17.
Antirrhinum latifolium 475.
Antirrhinum tortuosum 475.
Arbeit u. Ruhe 42.
Arbeitsrhythmus 41.
Archegonien 507.
Archeobius herpobdellae 527.
Archespor 188.
Archipterygiumtheorie 358. 446.
Arenicola marina 203.
Argandbrenner 234.
Art 4.
Artbegriff 180.
Artemia 521.
Arthropoden, Sinnesorgane 385.
Ascaris megalocephala univalens, bivalens 520.

Assimilationsprozeß der Pflanze 289.
Astacus, Verdauungsdrüsen 50.
Asterias, Nahrung 201.
Asterias rubens 203.
Atemeles 111. 120. 123. 171.
Atriplex, Lichteinfluß 234.
Auerlicht 236.
Austrocknen von Phyllopodeneiern 267.
Autonomie 90.
Autonome Rhythmen 89.
Avicularien 458.

Bachstelze, weiße 297.
Bachstelze, Zugszeit 309.
Bagala 458.
Bakterien 395.
Barrouxia schneideri 524.
Basalkanälchen der Nasenschleimhaut 277.
Baumwanzen, Schwimmen 344.
Belone vulgaris, Nahrung 204.
Benthos 202.
Berberis 16.
Bewölkungskurven 151.
Bewußtsein 208. 500.
Bewußtsein, tierisches 220.
Biene 508.
Biene, Farbensinn 389.
Bienen, solitäre 183.
Bienen, soziale 185.
Biogenetisches Gesetz 407.
Blattbewegungen 234.
Blätter, Schlafbewegung 234.
Blaukehlchen, Zugzeit 299.
Blauviolette Strahlung der Sonne 232.
Blumenvarietäten im Norden 16.
Blütenanomalien 6.
Blütenfarben 476.
Blütenfarben, Bedeutung 290.
Blütenfarben und Insekten 290.
Blütenmorphologie 1.
Blütenphyllome 12.
Blütenvariationen 9.
Blutlose Tiere (Aristoteles) 411.
Bluttiere (Aristoteles) 411.
Bodenschichten der Gewässer 200.
Bogenlicht 236.
Bolometer 231.
Bombylius 327.
Bonnemaisonia 505.
Borragineen 26.
Braconiden 319.
Bramiden 394.
Branchipus 258.
Braun-Schimper'sche Reihe 22.
Bryophyten 507.
Bryozoen 457.
Buccinum, Nahrung 201.
Buche 223.

Caltha palustris 11.
Calycanthus floridus 23.
Campanulaceen 26.
Campanula glomerata 13.
Campanula patula 26.
Campanula persicaefolia 26.
Campanula rapunculoides 26.
Campanula rotundifolia 16. 26.
Camponotus (schwimmend) 341. 343.
Camponotus truncatus 346.
Canda tenuis Macgill. 459.
Cantharis (Verhalten zum Wasser) 341.
Capsella Viguieri 21.
Carabus (schwimmend) 342.
Cardiocondyla 175.
Cardamine 475.
Cassia 470. 472.
Cecropia 126. 476.
Celosia cristata 5.
Ceratodus 446.
Cercarien 518.
Cervus euryceros 101.
Cetonia aurata, Verhalten zum Wasser 341, 342.
Cetonia floricola 162.
Chantransia efflorescens 510.
Characeen 507.
Chermiden 518.
Chinin 144.
Chirocephalus 258.
Chlorohydra 484.
Chlorohydra viridissima 496.
Chlorophyll 287.
Chlorophyllbildung 224.
Chondrogenese 358.
Chromatophoren 389.
Chromosomen 510. 520.
Chrysomela, Verhalten im Wasser 343.
Cirripedien 508.
Cleome 472.
Clupea harengus, Nahrung 204.
Coccidien 517. 522.
Cölenteraten, Generationswechsel 517.
Colchicum autumnale 5. 507.
Comarum 12.
Compositen 10.
Copepoden, pelagische, als Nahrung 203.
Correlationen der Blütenvariationen 21.
Cottus scorpius, Nahrung 203.
Crabronidenlarven, Gänge 347.
Crassulaceen 10, 27.
Crataegus 11.
Cribrilina labiata Lev. 459.
Crossopterygier 446.
Cruciferen 10. 26.
Culex pipiens 532.
Culex territans 530. 533.
Culicella morsitans 533.
Culicella Theobaldi 534.
Calicella vexans 530.
Culiseta annulata 532.
Culiseta glaphyroptera 533.
Cumaceen 395.
Curare 99.
Cutleriaceen 509.
Cyclops strenuus Fischer 257.

Cyperaceen 10.
Cypris virens Jurine 257.

Damhirsch 103.
Daphniden 519.
Darmsaft, periodische Sekretion 82.
Dasya elegans 510.
Dauereier 258.
Debaisieux 528.
Deckglasdicke 269.
Delesseria sanguinea 510.
Descendenztheorie 442.
Detritusfresser 201.
Detritus als Nahrung 201.
Dictyotaceen 507. 509.
Digitalis purpurea peloria 20.
Diöcie 506.
Dionaea 96.
Distoma 518.
Dodo 416.
Dolichoderus quadripunctatus 346.
Dominanten (Reinke) 316.
Drosera 96.
Drummond'sches Licht 236.
Drüsensekretion, hemmende Reize 99.
Dryas octopetala 507.
Dysdera, Verhalten zum Wasser 342.
Dysteleologische Einrichtungen 316.

Edelhirsch 101.
Eimeria lacazei 524.
Eimeria Schubergi 524.
Eiweißkörper, Lichtreaktion der 284.
Ekkrine Drüsen 282.
élan vital 316.
Elasmosoma luxemburgense 319.
Elch 103.
Eleatismus 364.
Elektrische Lampen, Altern 246. 250.
Elektrisches Licht 236.
Elektrische Ophthalmie 284.
Endonome Rhythmen 90.
Engramm 217.
Entelechie 316.
Entfernungsschätzung 390.
Entwicklung 364.
Eosin 284.
Epistasie 339.
Equisetaceen 507.
Erbfaktoren 329.
Erdbeere, einblättrig 5.
Erfahrungsfaktoren, zentrale, periphere 209.
Ericaceen 10.
Ernährung und Blütenvarianten 17.
Ernährungseinflüsse bei Pflanzen 13.
Ernährungsmodifikationswechsel 519.
Erythrosin 284.
Euphrasia 507.
Evonymus 9.
Exonome Rhythmen 89.

Faktor, zentraler 213.
Faktorenkoppelung 339.
Faktor, peripherer 213.
Fagopyrum 470. 473.
Farbstoffeiweiße 287.
Farne 506.
Feldlerche, Zugzeit 298, 309.
Ferngeruch 214.
Fermentkraft im Magensaft, Änderung 60.
Fermentsekretion 44.
Ficaria ranuncoloides 12. 31.
Ficaria verna 19.
Fische, Mageninhalt 207.
Fische, Nahrung 203.
Fische, pelagische, Nahrung 204.
Fitislaubsänger, Zugzeit 300.
Fleischfresser 201.
Fliegen, Geruchssinn 320.
Fliegen, Gesichtssinn 320.
Fliege (Verhalten am Wasser) 341.
Flimmerphotometer 252.
Flohtheater 217.
Florideen 506, 510.
Fluorescin 286.
Fluoreszierende Stoffe 284.
Flußaal, Larve 392.
Flüsse, Selbstreinigung 396.
Flustra 458.
Formica fusca 113.
Formica fusca, Schwimmen 344.
Formica glebaria 168.
Formica pratensis de Geer 161. 354.
Formica rufa 111.
Formica rufa-fusca, Mischkolonien 114.
Formica rufa L. 161. 213. 324. 353.
Formica rufibarbis 171. 319.
Formica sanguinea 119. 318.
Formica truncicola 161.
Formicoxenus 345. 354.
Formicoxenus, ergatogyne Übergangsformen 164.
Formicoxenus, Mikrogynen 164.
Formicoxenus nitidulus Nyl 160.
Formicoxenus, Stammesentwicklung 174.
Frauenhofer's Linien 231.
Fraxinus excelsior 507.
Fucaceen 507.
Fuchsia 25.
Funktionswechsel 429.
Fusus, Nahrung 201.

Gadus, Nahrung 203.
Galanthus nivalis 5.
Galle, periodische Entleerung 82.
Galleruca Tanaceti, Verhalten zum Wasser 342.
Gallwespen 518.
Gametenbildung 329.
Gametocyten 153.
Gammariden, Nahrung 201.
Ganglienzelle, Entladungen 84.
Ganglienzelltätigkeit 92.
Gartenrötel, Zugzeit 300, 309.
Gastameisen 161.
Gasterosteus, Nahrung 203.

Gastropoden, Mitteldarmdrüse 54.
Gedächtnis 500.
Gehörknöchelchen 448.
Gehörknöchelchen, Entwicklung 397.
Gelegenheitsfresser 198.
Generationswechsel der Pflanzen 505.
Gentiana 507.
Gentiana campestris 15.
Gentiana lutea 26.
Geotropismus 260.
Geotrupes, Verhalten zum Wasser 342.
Geradflügler 180.
Geruchsorientierung 355.
Geruchsprisma 216.
Gesetz der Konnexionen 384.
Geweihbildung 102.
Gletscherbrand 294.
Gobiidae, Nahrung 203.
Gobius paganellus, Nahrungsbedarf 206.
Goldkäfer, Verhalten zum Wasser 342.
Granula in der Fermentzelle 42.
Griffelkanal 188.
Griffithsia Bornetiana 510.
Grünrüßler, Verhalten zum Wasser 342.
Gymnospermen 507. 515.
Gynodiöcie 507.

Haarkleid, Entstehung des 358.
Haarkleid der Säugetiere, Abstammung 447.
Haematoporphyrin 286.
Halianthus peploides 507.
Halictus 183.
Halictus longulus 186.
Halictus quadricinctus 186.
Halterensinne 386.
Haplobiontische Florideen 513.
Harnkanälchen und Sauerstoff 277.
Harpagoxenus 176.
Harpalus (schwimmend) 342.
Harveyella mirabilis 510.
Hausgeruch 349.
Hausrötel 297.
Hausrötel, Zugszeit 298. 305. 309.
Hautdrüsen 280.
Haut, Lichtreaktion 294.
Helligkeitsstrahlung der Sonne 232.
Helligkeitswerte im Hochgebirg 227.
Helligkeitswerte, in verschiedenen Höhen über dem Meer 227.
Henle'sche Schleife 277.
Herztätigkeitsphasen 83.
Heterogenesis 513.
Heterostylie 461. 506.
Hippolyte 389.
Hippothoa 459.
Histogenese 450.
Hochgebirgsvegetation 294.
Holargidium 21.
Homalomya canicularis L. 130.
Homoeusa 319.
Homoiogenesis 516.
Homologie 360. 366. 381. 440.
Homologiebegriff 357.
Homomerie 474.
Houstonia 470.
Hummeln 185.
Hund, Magenhauptzellen 60.
Hungerformen 113.
Hungerzustände 198.
Hydnophytum 476.
Hydra attenuata Pallas 484. 494.
Hydra fusca L. 480. 484. 485.
Hydra, Geschlechtsperioden 481.
Hydra grisea L. 480. 483. 490. 494.
Hydra, Knospenbildung 491.
Hydra monoecia 490.
Hydra oxycnida P. Sch. 484.
Hydra polypus Brauer 484.
Hydra, Sterilität 492.
Hydra viridis 483.
Hydra vulgaris 2.
Hydra vulgaris P. 483. 484. 494.
Hydra, Zeit der Geschlechtsreife 489. 491.
Hydrangea hortensis 12.
Hydrophilus, periodische Darmepithelabstoßung 53.
Hymenopteren, Flügellosigkeit durch Kälte 181.
Hyoidbogen 398.
Hyperlasion Wasmanni 325.
Hypostasie 339.

Ichneumoniden, Schwimmen 344.
Ideenlehre 364.
Idothea 389.
Individuum 511.
Insektenblut, Druck 131.
Insekten, Farbensinn 290.
Insekten, Mitteldarmzellen, Tätigkeitsrhythmus 51.
Insekten, Schwimmen 343.
Instinkte 126.
Instinkte, soziale 183.
Inzucht 175.
Iris pallida 16. 20.
Iris pseudacorus 5.
Isopoden 395.

Jahreszeiten und Blütenvariation 19.
Jasminaceen 10.
Jasminum officinale 25.
Johnston'sche Organe 388.
Juncus 14.

Kalkalgen 395.
Karyokinese, Phasen 83.
Keimschicht der Epidermis 276.
Kern und Sauerstoff 276.
Kerzenlicht 234.
Kleinzirpe (Verhalten am Wasser) 341.
Knorpelgewebe 450.
Kohlenfadenlampe 243.
Kohlensäureassimilation 224.
Königininstinkt 219.
Kontraktmimikry 181.

Krokodile, Schädel 417.
Ktenostomen 457.
Kuckuck, Zugszeit 300. 303. 305. 306. 308.
Künstliche Lichtquellen 233.
Küstenfische (Mittelmeer) 393.

Labiaten 26.
Labridae, Nahrung 203.
Lagerstroemia 472.
Lamarckismus 315.
Laminaria 509.
Landinsekten im Wasser 340.
Lasius 350.
Lasius flavus 318. 322.
Lasius fuliginosus 318.
Lasius niger 317.
Labius umbratus 318.
Laufkäfer (schwimmend) 342.
Leonurus Cardiaca 16.
Lepidium ruderale 26.
Leptacinus 168.
Leptothorax 345.
Leptothorax Emersoni Wheel. 162. 173.
Leptothorax Nylanderi 346.
Leptothorax tuberum 346.
Leptothorax acervorum 170.
Leuchtgas 236.
Levkoyenrassen 332.
Licht und Blütenvariation 14.
Licht, Heilwirkungen 283.
Lichtintensitäten 222.
Lichtorientierung 215.
Licht und Pflanzen 221.
Lichtquellen 221.
Lichtquellen, spektrale Zusammensetzung 247.
Lichtwirkungen auf die Pflanze 283. 289.
Lilium candidum 192.
Lilium Martagon, Griffelkanal 188.
Lina populi (Verhalten zum Wasser) 342.
Linaria spuria 5.
Linaria vulgaris 2. 11.
Linse (Verhalten gegen ultraviolettes Licht) 284.
Linum grandiflorum 473.
Linum perenne 473.
Lithobius forficatus 523.
Littorina littorea, Nahrung 201. 203.
Lomechusa 111. 120. 123. 166. 171.
Lucaniden 110.
Lufttemperatur u. Vogelzug 296.
Lycopodium 23.
Lycosa chelata (Verhalten zum Wasser) 342.
Lythrum 9.
Lythrum, Blütentrimorphismus 462.
Lythrum salicaria 507.

Macoma calcarea, Nahrung 202.
Mactra 60.
Magen, Hauptzellen 60.
Magensaftsekretion 97.
Maikäferfühler 130.
Malachius (Verhalten zum Wasser) 341.
Malariaparasiten, agamer Vermehrungsprozeß 154.
Malariaplasmodien 153.
Malariarezidive 143.
Malaria, Temperatureinflüsse 147.
Malaria tertiana 145.
Malaria tropica 145.
Malariaverbreitung 143.
Malva crispa 15.
Malva vulgaris 12.
Männchen, ergatoide, bei *Formicoxenus* 161. 164.
Mansonia Richiardii 535.
Marienkäfer, Verhalten zum Wasser 342.
Mastzellen 276.
Mauersegler, Zugszeit 299.
Megaceros hibernicus Ow. 101.
Mehlschwalbe, Zugzeit 300. 303.
Melolontha vulgaris 130.
Membranipora 458.
Mendel'sche Regeln 329.
Menyanthes trifoliata 16.
Mercurialis 11.
Metagenesis 515.
Metamorphose der Pflanzen 1.
Metamorphosenlehre 374.
Meternormalkerze 226.
Mißbildung 3. 4.
Miracidium-Larven 518.
Mittlerer Fehler 330.
Mneme 216. 500.
Mnemetheorie 127.
Monomorium 163.
Monophyletische Entwicklung 124.
Monstrositäten 2.
Monstrum 1.
Moorkarpfen, O_2-bedarf 206.
Monadenlehre 364.
Morphoden 506.
Morus indica 191.
Moschustier 102.
Muntjak 102.
Muraeniden-Larven 392.
Murex 96.
Musa 470.
Mya 203.
Mykorrhiza 191.
Myrmecodia 126.
Myrmecophilie 119. 163.
Myrmecophilen 317.
Myrmecophila, Darmepithel 52.
Myrmica 163.
Myrmica brevinodis 162. 173.
Myrmica lobicornis 318.
Myrmica, Schwimmen 344.
Myosotis 507.
Mytilus edulis, Nahrung 201. 203.

Nachtigal, Zugzeit 303.
Nahgeruch 214.

Nahrungsreiz 96.
Nannoplankton 198.
Natica 96.
Naturphilosophie 361.
Nauphita 258.
Nemertinen, Nahrung 202.
Nernstlampe 243.
Nestgeruch (der Ameisen) 349.
Neuroterus lenticularis 518.
Nigella damascena 18.
Nitophyllum punctatum 514.
Nototheeta 168.
Nußbaum, Ameisenfauna 346.

Oberhaut 280.
Objektive mit Korrektionsfassung 269.
Oceanographische Expeditionen, Dänische 391.
Ocellen (bei Insektenimago) 389.
Oenothera 520.
Oenothera Lamarckiana 11.
Ookineten 328.
Ophioglypha albida 201.
Orina, Verhalten zum Wasser 342.
Orthopteren 180.
Os intermaxillare 361.
Oxalis floris bunda 474.

Pankreas des Hundes, Fermentbildung 72.
Pankreassaftsekretion 97.
Pankreassekretion u. Nerven 74.
Pankreassekretion, Perioden 81.
Pantopoden, Nahrung 202.
Papaver Rhoeas 13.
Papaver somniferum 12.
Paris quadrifolia 5. 32.
Parnassia palustris 16. 32.
Paussidae 121.
Pelmatohydra oligactis Pallas 484. 485. 487. 489. 492.
Pelorie 2.
Pentatoma, Schwimmen 344.
Pentosan 200.
Perioden über Zelltätigkeit 86.
Periodische Blütenvariationen 16.
Petalenzahl 10.
Petroleumlampe 235.
Pfahlbauzeit 106.
Pferdeserum 144.
Pflanzen unter Euphosglas 291.
Pflanzenfresser 201.
Pflanzengallen 315.
Phacota 163.
Phaeophyceen 509.
Philodromus aureolos, Verhalten zum Wasser 342.
Philosophie anatomique 383.
Philosophia botanica 1.
Philosophie zoologique 363.
Phlox ovata 18.
Phlox subulata 17.
Phoridae 317.
Photodynamische Stoffe 284.
Photokatalysatoren 288.
Photometer 223. 247.
Photometer nach Weber 224.
Photometer nach Wynnes 247.
Photometrischer Körper 240.
Photometrische Kurve 240.
Phototaxis 258.
Phototropismus 261. 388.
Phyllobius, Verhalten zum Wasser 342.
Phyllopoden 257.
Phyllopoden, spec. Gew. 259.
Phytoplankton 207.
Pilze 507.
Pirol, Zugszeit 306.
Pirus 11.
Planarien, Nahrung 202.
Plankton 196.
Plasmahaut, Permeabilität 241.
Plasmodium 327.
Plasmodium immaculatum 157.
Plasmodium Kochii 158.
Plasmodium vivax 157.
Plastophora 319.
Plastophora solenopsidis 324.
Plastophora Wasmanni 324.
Platanthera bifolia 191.
Plattfische 393.
Pleurobranchaea 61.
Pleurobranchaea, Mitteldarmdrüse 43 54.
Pockenlymphe 144.
Polyergus 168.
Polyphyletische Descendenz 358.
Polyphyletische Entwicklung 124.
Polysiphonia violacea 510.
Polystomella 517.
Ponera 175.
Potonié 520.
Potentilla 11.
Potentilla anserina 17.
Primula 507.
Primula, Blütendimorphismus 462.
Primulaceen 10.
Prionus, Verhalten zum Wasser 342.
Proboscidier 110.
Protease bildung 61.
Protease bei Gastropoden 56.
Prothallium 507.
Protoplasma und Sauerstoff 276.
Protozoen, Generationswechsel 516.
Pseudacteon, Eier 327.
Pseudacteon formicarum 317. 456.
Pseudogynen 111.
Pteridophyten 507.
Pterostychus (schwimmend) 342.
Pterotrachea, Sekretion des Verdauungssaftes 96.
Pulmonaria officinalis 473.
Punktaugen der Insekten 389.

Quecksilberdampflampe 249.

Ranunculus arvensis 11. 12. 31.
Ranunculus bulbosus 13.

Raphanus raphanistrum 12.
Rauchschwalbe, Zugzeit 299. 303. 305. 306. 308.
Raumwahrnehmung 214.
Raupenfliegen 322.
Redie 518.
Reduktionsorte in verschiedenen Organen 276.
Refraktärstadium 93.
Regeneration bei Bryozoen 479.
Reichert's Theorie 358. 448.
Reize für die Drüsenzellen 95.
Relative Feuchtigkeit, Kurven 152.
Renntier 102.
Residuen 217.
Rheinlachs 198.
Riesenhirsch 101.
Rosaceen 10.
Roßameise, Verhalten am Wasser 342.
Rotblindheit (bei Fliegen) 130.
Rotkehlchen, Zugzeit 299.
Rubiaceen 10. 26.
Rubus 9.
Rubus caesius 11.
Ruderbewegungen bei Phyllopoden 263.
Ruta graveolens 16.

Saftspalten 277.
Saisondimorphismus 507.
Saisontrimorphismus 507.
Salmoniden 394.
Salpen, Generationswechsel 517.
Salvarsan 144.
Salvia pratensis 507.
Sambucus, Griffelkanal 198.
Sarcophaga (Verhalten zum Wasser) 341.
Sauerstofforte in verschiedenen Organen 276.
Sauerstoff im Epithel 276.
Saugmaul der Insekten 415.
Schädelentwicklung 407.
Schädelproblem 445.
Schmetterlinge, Saisondimorphismus 508.
Schimpanse 158.
Schizoporella cecilii Aud. 459.
Schneeblindheit 284. 294.
Scholle 198.
Schwarzkopfgrasmücke, Zugzeit 299.
Schwein, Magenhauptzellen 60.
Schweiß 28.
Schweißdrüsen 277.
Schwerpunktbestimmung bei Phyllopoden 259.
Schwimmreflexe der Insekten 343.
Schwinger 386.
Sciariden 325.
Scinaia 513.
Scomber scomber, Nahrung 204.
Scopeliden 394.
Sekretion 45.
Sekretionsphasen in den Magendrüsen 61.
Sedum spectabile 14. 27.
Seegräser 395.
Seewasser, Gehalt an gelösten organischen Verbindungen 197.
Selbling 511.
Selbstbefruchtung 462.
Selbststeuerung des Stoffwechsels 95.
Selektionstheorie 121. 315.
Scleranthus annuus 26.
Sempervivum Funkii 14. 27.
Sensibilisatoren 287.
Sifolina 163.
Singdrossel, Zugzeit 298. 303.
Sinneserlebnis 209.
Siphoneen 508.
Sklaverei (bei Ameisen) 351.
Skleroblasten, Herkunft der 451.
Smilaceen 10.
Solanaceen 26.
Solarkonstante 231.
Solenopsis fugax 170.
Solenopsis geminata 324.
Sonnenlichtspektrum 293.
Species 4.
Speicheldrüsensekretion 97.
Spektrum 230.
Spezifische Energie 85.
Spinachia, Nahrung 203.
Spur, gleichförmige 215.
Star, Zugzeit 303.
Statische Reflexe (Krebse) 387.
Statistik (der Blütenvariationen) 10.
Statocysten (der Krebse) 386.
Stechmücken, Überwinterung 530.
Stellaria 12.
Stenamma Westwoodi Westw. 161.
Stenus 162.
Sternum 414. 432.
Stirling'sche Formel 334.
Stoffwechselprodukte im Sommer 148.
Stomiatiden 394.
Storch, Zugszeit 306. 308.
Strahlung einer Lichtquelle 240.
Süßwasserpolypen, deutsche, geschlechtliche Fortpflanzung 479.
Sylliden 517.
Symmyrmica 163. 175.
Symphilie (bei Ameisen) 120.
Syngnathidae, Nahrung 203.
Synoeken 164.
Syromastes, Schwimmen 374.

Tachina 322.
Tageslicht 222.
Tanymastix lacunae Guer. 257.
Tantallampe 243.
Tapetenzellen des Griffelkanals 189.
Tapinoma erraticum 318.
Tastsinn 386.
Temperaturkoëffizient bei Phyllopoden 264.
Temperaturkurven 149.
Temperatur u. Lebenserscheinungen 258.
Tenebrio molitor-Larven, Darmzellensekretion 51.

Termiten 508.
Testplatte von Abbe 272.
Tetrapedia 187.
Tetrapoma 21.
Thermotropismus 261.
Thiasophila 162. 168.
Thigmotropismus 386.
Thymus 507.
Tierpsychologie 208.
Tintenfische und Wirbeltiere 401.
Torenia Fournieri 472.
Transformismus 444.
Trichiuriden 394.
Trichosphaerien 517.
Triecphora, Verhalten am Wasser 341.
Trientalis 9.
Trioecie 507.
Tristylie 507.
Trollius europaeus 11.
Tropismen bei Phyllopoden 260.
Tuberkulin 144.
Tubuslänge des Mikroskops 269.
Tulpe 25.
Typuslehre 357.

Überentwicklung 177.
Überindividuelles Seelisches 316.
Ultraviolettes Licht u. Pflanzen 291.
Ultraviolette Strahlen 284. 291.
Ultraviolette Strahlung des Sonnenlichts 232.
Umbelliferen 10.
Unbewußte, das 316.
Ursprung 295.
Urwille 316.

Vanessa 519.
Vanessa levana-prorsa 178.
Van t'Hoff'sche Regel 266.
Variabilität 1 181.
Varietäten 4.
Variationsrechnung 7.
Verdauungsdrüsen 41.
Vererbungslehre 330.
Vergessen 218.
Vergleichende Anatomie 357. 380. 383.
Verkettung von Phasen 84.
Viscaria vulgaris 18.
Viskosität des Wassers 264.
Vogelfrühjahrszug 298.
Vogelherbstzug 309.
Vogeltypus 406.
Vogelzug u. Depressionen 310.
Vogelzug u. Witterung 296.
Vogelzug u. Zeit 302.

Wachtel, Zugszeit 306.
Wahrscheinlichkeitslehre 329.
Wahrscheinlichkeitsformel 8.
Waldschnepfe, Zugszeit 306.
Wärmestrahlung der Sonne 232.
Wassertiere, Ernährung 196.
Weidenlaubsänger, Zugszeit 298.
Weigelia amabilis 11.
Weltseele 364.
Wendehals, Zugszeit 299.
Wiesenschmätzer, Zugszeit 300.
Wikstroemia indica 190.
Wolframlampe 243.

Zähigkeitsfaktor 264.
Zanardinia 509.
Zellregeneration im Mehlwurmdarm 51.
Zelltätigkeit, Rhythmus 42.
Zellteilung 44.
Ziege, Magenhauptzelle 60.
Zoarces, Nahrung 203.
Zoophysiologie 133.
Zoözien 458.
Zostera 200.
Zungenbein 407. 425.
Zweckmäßigkeit, artdienliche 315.
Zweckmäßigkeit, fremddienliche 315.
Zwergmännchen 507. 508.
Zygoten 329.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BX G